Chlorideinwirkungen auf oberirdische Sproßteile von Holzgewächsen

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von

Uwe Buschbom

aus Lauenberg

Göttingen

1967

Chlorideinwirkungen auf oberirdische Sproßteile von Holzgewächsen

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades
der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von

Uwe Buschbom
aus Lauenberg

Göttingen

1967

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

D 7

Referent : Professor Dr. A. Pirson
Korreferent: Professor Dr. O.L. Lange
Tag der mündlichen Prüfung: 28 VII.1967

Herrn Professor Dr. O.L. Lange
danke ich für die Anregung zu dieser Arbeit
und für sein stetes Interesse an ihrem Fortgang.

Herr Regierungsrat G. Sauer
von der Bundesanstalt für Straßenwesen
förderte die Arbeit durch Bereitstellung von
Untersuchungsmaterial und durch anregende Diskussionen.
Die Untersuchungen wurden vom
Bundesminister für Verkehr finanziell gefördert.

Dem Patronat der Carlos-Faust-Stiftung,
besonders seinem Präsidenten, Herrn A. Moser,
sei für die Finanzierung eines Arbeitsaufenthaltes
in Blanes (Costa Brava/Spanien) gedankt.
Herrn Dr. W. Marten, dem wissenschaftlichen Direktor
des Botanischen Gartens "Marimurtra" in Blanes,
danke ich für sein reges Interesse an meinen
Untersuchungen und sein freundliches Entgegenkommen.

Inhalt

E I N L E I T U N G

1. Teil

Resistenz
unverletzter Zweige verschiedener Holzgewächse
gegenüber äußeren Chlorideinwirkungen
während der Winterruhe und zur Zeit des Austriebs

I. M E T H O D I K Pflanzenmaterial
Salzbehandlungen
Vitalitätsnachweis
Cl^--Nachweis

II. V E R S U C H E und E R G E B N I S S E

A. Vergleichende Untersuchungen an Zweigen glykophytischer und halophytischer Holzgewächse durch Benetzung mit Salzlösungen

1. Resistenz gegen äußere Einwirkungen hochkonzentrierter Chloridlösungen im Freiland während der winterlichen Ruheperiode

2. Schädigungen an Zweigen glykophytischer Holzgewächse im Gewächshaus in Abhängigkeit von der Konzentration der einwirkenden Chloridlösungen

a) Salzbehandlungen während der winterlichen Ruheperiode

b) Salzbehandlungen gegen Ende der winterlichen Ruheperiode

3. Schäden an Zweigen glykophytischer Holzgewächse als Folge spezifischer Wirkungen der Cl^--Ionen

4. Salzbehandlungen an dem Halophyten Tamarix gallica während des Austriebs am natürlichen Standort

B. Das Eindringen der Cl^--Ionen in die Zweige und das Ausmaß ihrer Schädigungen

1. Das Eindringen der Cl^--Ionen in Abhängigkeit von der Ausbildung der Abschlußgewebe und von der Einwirkungsdauer

2. Cl^--Gehalt und Schädigungsausmaß der Probezweige in Abhängigkeit von der Ausbildung der Abschlußgewebe und von der Konzentration einwirkender Chloridlösungen

C. Cl^--Gehalt und Schädigungsausmaß nach äußerer Chlorideinwirkung als Anzeichen für die Stärke der konstitutionellen und der plasmatischen Chloridresistenz

D. Wirksamkeit künstlicher äußerer Schutzvorrichtungen gegen das Eindringen von Chloriden

2. Teil

Plasmatische Resistenz der Achsengewebe verschiedener Holzgewächse gegenüber Chlorideinwirkungen im jahreszeitlichen Entwicklungsablauf

I. METHODIK

II. VERSUCHE und ERGEBNISSE

A. Plasmatische Resistenz der Achsengewebe halophytischer und glykophytischer Holzgewächse während der winterlichen Ruheperiode

B. Die plasmatische Resistenz der Achsengewebe einiger glykophytischer Holzgewächse im jahreszeitlichen Entwicklungsablauf

1. Plasmatische NaCl - Resistenz

a) Beschreibung der Einzelergebnisse am Beispiel einer Art (Lonicera xylosteum/Muschelkalk)

b) Vergleich der verschiedenen Arten miteinander

c) Verhalten einzelner Exemplare gleicher Art von verschiedenen Standorten

d) Resistenz der Achsengewebe verschieden alter Zweigteile

2. Plasmatische $CaCl_2$ - Resistenz im Vergleich zur plasmatischen NaCl-Resistenz

C. Die plasmatische Resistenz der Achsengewebe eines halophytischen Holzgewächses gegenüber Chlorideinwirkungen im Vergleich zu der Resistenz glykophytischer Arten

1. Untersuchungen an einem glykischen Standort

2. Untersuchungen an einem halischen Standort

3. Vergleichende Untersuchungen an einem halischen und einem glykischen Standort der Costa Brava (spanische Mittelmeerküste)

IV. DISKUSSION

V. ZUSAMMENFASSUNG

VI. LITERATUR

I. EINLEITUNG

Ausgedehnte Landstriche der Erdoberfläche weisen einen hohen Chloridgehalt im Boden auf. Für pflanzliche Organismen herrschen auf diesen Salzböden sehr extreme Lebensbedingungen. Im Laufe der Evolution bildeten sich jedoch Pflanzen heraus, die diesen besonderen Anforderungen an den Stoffwechsel genügten. Eine Anzahl von Spezialisten besiedeln die chloridhaltigen Standorte an den Meeresküsten und Salzseen, in den Salzsümpfen, Salzsteppen und Salzwüsten. Eine ökologische Einteilung dieser Pflanzen, der Halophyten, nach dem Salzgehalt des Substrates wurde von CHAPMAN (1954) vorgenommen. Eine Einteilung, die neben dem Salzgehalt auch die Menge des zur Verfügung stehenden Wassers berücksichtigt, stellte STOCKER (1928) auf. Viele Halophyten sind nicht nur mit ihrem Wurzelsystem hohen Chloridkonzentrationen ausgesetzt, sondern müssen auch oft starke Salzeinwirkungen auf ihre oberirdischen Sproßorgane ertragen können. Bei einer Gruppe von Halophyten, den sog. Aërohalophyten (STOCKER 1928), erfolgen die Salzeinwirkungen sogar nur auf die oberirdischen Organe. Durch Luftbewegungen werden Salzwasserteilchen oder Salzstaub vom Meer landeinwärts bzw. über die Grenzen der Salzwüsten und Salzsteppen hinaus transportiert, bevor sie sich niederschlagen. Ausmaß und Häufigkeit solcher Niederschläge können für die floristische Zusammensetzung und die soziologische Gliederung der Vegetation bestimmter Gebiete von entscheidender Bedeutung sein (vgl. z.B. FRÖDIN 1912, GINZBERGER 1925, STEINER 1935, WELLS 1939, BOYCE 1954, OOSTING und BILLINGS 1954).

Besonders deutliche Unterschiede in der Salzempfindlichkeit der verschiedenartigen Pflanzen zeigen sich nach ungewöhnlichen Salzeinwirkungen an glykischen Standorten bei Naturkatastrophen, wie z.B. Sturmfluten oder orkanartigen Winden, die Salze mit sich führen (Taifune etc.). Das sind jedoch nicht die einzigen Ursachen für umfangreiche Salzschädigungen

an Wild- und Kulturpflanzen. Seitdem in den letzten Jahrzehnten der Autoverkehr auf den Straßen einiger Staaten derart zugenommen hat, daß man aus Sorge um die Verkehrssicherheit während der Wintermonate in steigendem Maße chloridhaltige Auftausalze (NaCl, $CaCl_2$ etc.) verwendet, um die Fahrbahnen schnee- und eisfrei zu halten, und seitdem man den Straßenstaub durch Calciumchlorid zu binden versucht, gibt es auch eine durch menschlichen Einfluß bedingte Salzeinwirkung auf die Vegetation beachtlich großer Flächen. Das salzhaltige Schmelzwasser der mit Auftausalzen bestreuten Straßen fließt teilweise von den Fahrbahnen in den angrenzenden Boden ab, teilweise wird es jedoch auch durch den Verkehr je nach Windstärke mehr oder weniger weit von der Fahrbahn auf oberirdische Pflanzenteile versprüht. In erster Linie werden die Sproßteile der in der Nähe der Fahrbahnen wachsenden Bäume und Sträucher von den Salzeinwirkungen betroffen und z.T. so stark geschädigt, daß sie völlig absterben. Verschiedene Arten zeigen - wie auch die in Küstennähe auf unversalzenem Boden gedeihenden Holzgewächse - eine unterschiedliche Empfindlichkeit gegenüber den äußeren Chlorideinwirkungen.

Den schädigenden Einfluß salzhaltiger Seewinde auf die Vegetation von Küstenzonen beschrieben: SALISBURY 1805, BECK 1819, FOCKE 1871, OCHSENIUS 1893, BLACKLEDGE 1913, HAYREN 1914, STEINER 1935, BAYER 1938, EGLER 1947, JONES 1948, ITO 1952, OKSBJERG 1952, KASUYA und HASEGAWA 1955, WOODS 1955, AMORY 1956, EDLIN 1943, 1957, LITTLE et al. 1958, MIWA et al. 1957, BESTAGNO 1959, OGI et al. 1961, CLARK und JUVE 1962, WEISSENBORN 1962, GERHARD 1963, GARBER 1964, KARSCHON 1958, 1962, 1964.

Außerdem ist mehrfach mit unterschiedlichem Erfolg versucht worden, Baum- und Straucharten ausfindig zu machen, die in Küstennähe als Windschutzgehölze gepflanzt dem Einfluß salzhaltiger Seewinde standhalten (IIZUKA et al. 1950, TSING et al. 1956, TAMATE et al. 1957, NAKANU et al. 1962).

Salzschädigungen an Holzgewächsen infolge von Flutkatastrophen beobachteten: BUXTON 1942, BRETT 1954, VAN DER LINDE und VAN DER MEIDEN 1954, RICHARDSON 1955, PRIOR 1961.

Folgende Arbeiten berichten von Salzschäden an Straßenbepflanzungen, die einerseits durch Verwendung von Auftausalzen entstanden: WYSONG 1952, HOLMES 1961, RICH und LACASSE 1963/64, SAUER 1964, HOLMES und BAKER 1966, ZULAUF 1966, andererseits durch $CaCl_2$ als Straßenstaubbindemittel verursacht wurden: STRONG 1941, 1944, TAMM und TROEDSSON 1955, VIRO 1956, TRAAEN 1950, 1958.

Die bisherigen Veröffentlichungen über Chlorideinwirkungen auf Holzgewächse an glykischen Standorten gehen zumeist auf Gelegenheitsbeobachtungen zurück. Aufgrund der Tatsache, daß für die Schädigungen sehr unterschiedliche Salzmengen verantwortlich gewesen sein können, aber auch wegen der Verschiedenartigkeit der jeweiligen Einwirkungsbedingungen sind die angeführten Ergebnisse nicht direkt miteinander vergleichbar. Da außerdem in vielen der beschriebenen Fälle nicht nur oberirdische, sondern infolge einsetzender Bodenversalzung auch unterirdische Pflanzenteile ungewöhnlichen Salzeinflüssen ausgesetzt waren, konnten die Ursachen der aufgetretenen Schädigungen nicht eindeutig ermittelt werden, Obwohl gelegentliche Salzbesprühungen oberirdischer Sproßteile schon seit langem als wichtiger ökologischer Standortsfaktor erkannt worden sind und sie in der Kulturlandschaft steigende Bedeutung gewinnen, fehlt bislang eine eingehende experimentelle Analyse der Zusammenhänge zwischen äußeren Salzeinwirkungen und dem Schädigungsausmaß an Holzgewächsen. Diesem Zweck sollen die vorliegenden Untersuchungen dienen.

Es war zunächst erforderlich, die unter natürlichen Verhältnissen bei verschiedenen Baum- und Straucharten anzutreffenden Unterschiede in der Chloridempfindlichkeit im Experiment unter vergleichbaren Bedingungen exakt zu erfassen. Entsprechend den winterlichen Salzeinwirkungen an den Gehölzen der Straßenränder bzw. der Küstenzonen erfolgten die Chloridbehandlungen im Winter. Für die ökologische Auswertung der Behandlungsergebnisse waren Untersuchungen notwendig, die zeigen konnten, welche Chloridkonzentrationen nach bestimmter Einwirkungszeit an Zweigen verschiedener Arten bereits Schädigungen hervorrufen. Es sollten jedoch nicht nur die aus bestimmten Salzbehandlungen resultierenden endgültigen Schädigungsausmaße festgestellt, sondern auch nach Anhaltspunkten dafür gesucht werden, wie es zu den Schädigungen kommt und worauf Resistenzunterschiede beruhen.

Bei der Beurteilung der Salzresistenz einer Pflanze haben wir zu unterscheiden zwischen morphologisch-anatomischen Schutzvorrichtungen, die verhindern, daß Salze bzw. deren Ionen zu den lebenden Protoplasten gelangen, und der eigentlichen Widerstandsfähigkeit des Plasmas gegen erhöhte Salz-

konzentrationen, die von physiologischen Lebensvorgängen abhängt. In Anlehnung an die Definitionen der Resistenz gegen andere Umweltfaktoren nach STOCKER (1956) und LEVITT (1958) verwenden wir für die Wirksamkeit der erstgenannten Eigenschaften einer Pflanze den Begriff k o n s t i t u t i o n e l l e Salzresistenz (avoidance), für die plasmatische Widerstandskraft den Begriff p l a s m a t i s c h e Salzresistenz (hardiness).

Bisher ist noch unbekannt, welche Teile der Sprosse von Holzgewächsen nach dem herbstlichen Laubabwurf äußeren Salzeinwirkungen gegenüber den geringsten Widerstand bieten, an welchen Stellen also das Salz am ehesten von außen in die Gewebe einzudringen vermag. Um dieses zu klären, ist es notwendig, an salzbehandelten Zweigen histochemische Untersuchungen durchzuführen. In diesem Zusammenhang wurde auch die Frage gestellt, ob sich zur Verhütung von Salzschäden in der Praxis, wie z.B. an den Bundesautobahnen, Mittel finden lassen, die etwa in Form filmartiger Kunststoff- oder Ölüberzüge die Sproßteile vor dem Eindringen des Salzes schützen - zumindest so lange, wie die Zweige frisch gepflanzter Bäume und Sträucher durch häufige, starke äußere Salzeinwirkungen besonders gefährdet sind. Inwieweit die Schädigungen bei den verschiedenen Arten auf die Empfindlichkeit der einzelnen Gewebekomplexe zurückzuführen sind, sollte mittels eines Gewebetestes untersucht werden. Aufgrund der Tatsache, daß die plasmatische Widerstandsfähigkeit gegen andere Umwelteinflüsse, wie z.B. Kälte oder Hitze im jährlichen Aktivitätswechsel schwankt (vgl. LEVITT 1958, BIEBL 1962), liegt die Vermutung nahe, daß sich mit den jahreszeitlichen stoffwechselphysiologischen Änderungen auch die plasmatische Salzresistenz der Achsengewebe von Holzgewächsen ändert. Das Auftreten empfindlicher Entwicklungsphasen könnte ein selektiver Faktor für das Vorkommen bzw. die Verbreitung bestimmter Pflanzen sein. Daher wurden einige glykophytische Holzgewächse und eine halophytische Art während eines ganzen Jahreslaufes auf die plasmatische NaCl- bzw. $CaCl_2$-Resistenz ihrer Achsengewebe hin untersucht.

1. Teil

Resistenz unverletzter Zweige verschiedener Holzgewächse gegenüber äußeren Chlorideinwirkungen während der Winterruhe und zur Zeit des Austriebs

Die äußerliche Einwirkung von Chloriden auf oberirdische Pflanzenteile ist ein natürlicherweise vorkommender, aber auch zivilisationsbedingter Umweltsfaktor. Dieser soll im ersten Teil der Arbeit durch Salzbehandlungen an Zweigen unter vergleichbaren Bedingungen im Experiment reproduziert und analysiert werden. Es wurden Oberflächen von Zweigen verschiedenartiger Holzgewächse mit Salzlösungen benetzt und die nach gewisser Einwirkungszeit auftretenden Schädigungen der einzelnen Organe ermittelt.

II. M E T H O D I K

A. Pflanzenmaterial

Für die Untersuchungen an Holzgewächsen standen einerseits der Artenreichtum des Forstbotanischen Gartens in Hannoversch Münden, andererseits eine große Zahl eingetopfter Buchen-, Eichen- und Fichtenjungpflanzen (Fagus silvatica, Quercus robur, Picea abies) zur Verfügung. Diese überwinterten in einem ungeheizten Gewächshaus und wurden den Sommer über ins Freiland gestellt. Im Forstbotanischen Garten wählten wir für die Salzbehandlungen 240 verschiedene, zumeist sommergrüne glykophytische, jedoch auch einige immergrüne und halophytische Bäume und Sträucher aus. Als Probezweige wurden nur gesunde, unverletzte Zweigenden bis zu 30 cm Länge verwendet, an denen sich die schädigenden Einwirkungen des Salzes genau kontrollieren ließen.

B. Salzbehandlungen

1. Im Forstbotanischen Garten erfolgten die Salzbehandlungen während der Wintermonate. Sämtliche Probezweige wurden innerhalb eines Tages kurzzeitig in eine hochkonzentrierte NaCl- bzw. $CaCl_2$-Lösung (23%ige NaCl-Lösung: ca. 4 molar und 23%ige $CaCl_2$-Lösung: ca. 2 molar) getaucht. Die verschiedenen Sproßteile wurden dadurch entsprechend der Benetzbarkeit ihrer Oberflächen starken Salzeinwirkungen ausgesetzt. Spülten Regen oder Schnee die Salze von den Zweigen ab, so wurde das Eintauchen wiederholt, bis sie insgesamt etwa eine Woche im gelösten Zustand auf die Probezweige einwirken konnten. Die behandelten Zweigenden verblieben an den Versuchsbäumen und -sträuchern, so daß sich die Schädigungen - wie an den Pflanzen der Straßenränder und Küstenzonen - in vollem Ausmaß entwickeln konnten.

2. Im ungeheizten Gewächshaus wurden auf verschiedene Art und Weise Salzbehandlungen vorgenommen. Die Probezweige konnten ebenfalls an intakten Pflanzen mit normalem Entwicklungsablauf belassen werden, so daß die Salzeinwirkungen auch den Regulationsmöglichkeiten des Gesamtorganismus unterstanden. Da die Pflanzen im Gewächshaus vor Niederschlägen und stärkeren Luftbewegungen geschützt waren, ließen sich nicht nur unterschiedlich starke, sondern auch auf bestimmte Sproßteile beschränkte Salzbehandlungen vornehmen.

a) Während der winterlichen Ruheperiode wurden Probezweige ein und desselben Exemplars bzw. verschiedener Pflanzen einer Art mit unterschiedlich starken Chloridlösungen (1,0; 2,0; 4,0 mol. NaCl-Lsg. bzw. 0,5; 1,0; 2,0 mol. $CaCl_2$-Lsg.) benetzt. Die Benetzung erstreckte sich entweder auf sämtliche Teile eines Zweiges und erfolgte durch kurzzeitiges Eintauchen in eine Lösung, oder aber es wurden nur einzelne streng begrenzte Sproßteile (Knospen, Rindenteile bestimmter Zweigabschnitte) damit bepinselt. Somit befanden sich nach derartigen Behandlungen etwa den Konzentrationsunterschieden entsprechend unterschiedlich große Chloridmengen auf den Sprossen.

b) Gegen Ende der Winterruhe und zu der Zeit, als die Knospen erste Anzeichen des Treibens erkennen ließen, wurde - im

Vergleich zu 2a - der Zeitraum der äußeren Salzeinwirkung verkürzt, und die Salzlösungen wurden innerhalb eines niedrigeren Konzentrationsbereiches abgestuft. Probezweige wurden für 48 Stunden in unterschiedlich konzentrierte (0,1; 0,25; 0,5; 1,0; 2,0 mol.) NaCl-, KCl-, ($CaCl_2$-) oder Saccharose-Lösungen bzw. zur Kontrolle in Leitungswasser getaucht. Nach dem Herausnehmen der Zweigenden erfolgte eine sofortige Abspülung der anhaftenden Lösungen mit Wasser.

Zusätzlich wurden Probezweige auch mit anderen Salzen behandelt.

3. Im Labor fanden im Laufe des Winters an abgeschnittenen Zweigen verschiedener sommergrüner Holzgewächse aus dem Forstbotanischen Garten Behandlungen statt, bei denen die Einwirkungsdauer einer bestimmten Salzkonzentration abgestuft wurde. Die Zweige wurden so mit der Schnittfläche in Wasser gestellt, daß ein Zweigende von mindestens 15 cm Länge ohne Umbiegen in ein Gefäß mit einer starken (2 molaren) NaCl- (oder 0,5 molaren $FeCl_3 \cdot 6\ H_2O$-) Lösung getaucht werden konnte. Ohne die Gefäßwände zu berühren, verblieben die Probezweige einen Tag bis mehrere Tage in der Chloridlösung. Diese Behandlungen erfolgten sowohl bei Zimmertemperatur, als auch bei +1°C in einer beleuchtbaren Heiz-Kühltruhe. Nach dem Herausnehmen aus der Salzlösung und anschließendem gründlichen Abspülen mit Leitungswasser wurden die Probezweige der Länge nach halbiert und histochemisch untersucht.

C. Vitalitätsnachweis

1. Nach dem allgemeinen Blattaustrieb im Frühjahr zeigte sich der Einfluß des Salzes auf den Lebenszustand der verschiedenen behandelten Sproßteile in seiner gesamten Stärke am deutlichsten. Hemmungen des Blattaustriebs, Nichtaustreiben der Knospen, Verfärbungen an Knospen und Rindenteilen sowie Trockenwerden von Teilen der Probezweige waren die makroskopisch sichtbaren Schädigungen, die nach einem Vergleich mit unbehandelten Kontrollen bonitiert wurden.

Das Schädigungsausmaß jeder im Forstbotanischen Garten behandelten Art wurde nach den Schädigungen von 8-18 Probezweigen eines oder mehrerer Exemplare beurteilt und in 6 Stufen eingeteilt:

Bewertungsstufe 5 : total geschädigt
4 : stark "
3 : mäßig "
2 : teilweise " :(ungeschäd.+ geschäd. Probezweige)
1 : gering "
0 : ungeschädigt

2. Anhand histochemischer Untersuchungen sollten die Gewebeteile ermittelt werden, deren Zellen durch eingedrungene Chloride getötet wurden. Als Anzeichen dafür, daß die Lebensvorgänge erloschen waren, diente die Tatsache, daß sich in abgestorbenen Zellen farbloses, lichtempfindliches 2,3,5-Triphenyltetrazoliumchlorid (TTC) im Dunkeln nicht zu rotem, lichtstabilem Triphenylformazan umwandelt. Diese Methode ist bereits sehr vielseitig angewendet worden, so z.B. auch zur Beurteilung von Frostschäden in den Achsengeweben von Holzgewächsen durch LARCHER und EGGARTER (1960). Durch Plasmolyse-Studien sowie durch Versuche, in denen die tötende Wirkung von Chloriden mit dem Auslaufen des Anthocyans aus den Rindenepidermiszellen von Cornus sanguinea korreliert wurde, überprüften wir das von diesen Autoren verwendete Verfahren hinsichtlich seiner Brauchbarkeit auch für die Feststellung von Salzschäden in Achsengeweben von Holzgewächsen. Die von ihnen angegebenen Versuchsbedingungen bewährten sich und wurden daraufhin übernommen. Mikroskopische Auswertungen erfolgten zwischen der 12. und 24. Stunde der TTC-Einwirkung an Handschnitten aus verschiedenen Bereichen der Probeteile.

D. Cl^--Nachweis

Nach Entfernung der auf den Oberflächen der Probezweige haftenden Cl^--Ionen wurden von den verschiedenen Bereichen der behandelten Sprosse und der Kontrollen eine Anzahl von Längs- und Querschnitten angefertigt. In diesen Gewebeschnitten wurde das eingedrungene oder das von vornherein vorhandene Chlorid in Anlehnung an einen Cl^--Nachweis von MOLISCH (1913) mit den Thallium-Ionen einer gesättigten Thalliumsulfatlösung gefällt.

Die Thalliumchlorid-Kristalle sind im mikroskopischen Bild charakteristische Kreuze, die je nach der Menge der in den Zellen vorliegenden Ionen mehr oder weniger groß und verzweigt sein können. Noch aus einer 0,125 molaren NaCl-Lösung läßt sich das Cl^- mit einer gesättigten Tl_2SO_4-Lösung eindeutig nachweisen. Die Empfindlichkeit dieser Cl^--Fällung reicht für die Ermittlung größeren Chloridgehaltes in den Geweben aus.

Während jeweils die eine Hälfte längsgeteilter Probezweige zur Ermittlung des Lebenszustandes der einzelnen Sproßteile benutzt wurde (TTC-Test), diente die andere Hälfte dazu, den $Cl^{\cdot}$-Gehalt durch mikroskopische Betrachtung Tl_2SO_4-behandelter Gewebeschnitte aus den verschiedensten Bereichen abschätzend zu bestimmen ("kein"; "wenig"; "viel"; "sehr viel" Chlorid). Die TlCl-Fällung konnte jedoch auch nach der TTC-Behandlung der Sproßteile durchgeführt werden. Als Bestätigung für die Ursache von evtl. aufgetretenen, durch den TTC-Test angezeigten Schädigungen ließ sich das Chlorid so in den Schadensbereichen nachweisen.

Der $Cl^{\cdot}$-Nachweis konnte auch verwendet werden, um festzustellen, durch welche Sproßorgane die $Cl^{\cdot}$-Ionen einzudringen vermögen. Die Stelle des stärksten Chlorideintritts im Abschlußgewebe der Sproßteile zeigte sich dort, wo sich nach einer bestimmten Einwirkungszeit der Chloridlösungen die ersten $Cl^{\cdot}$-Ionen in den Geweben ausfällen ließen. Nach zunehmend langem Aufenthalt der Probezweige in den Salzlösungen war dann aus der Verteilung der charakteristischen TlCl-Kristalle in den Geweben der behandelten Zweigteile der Weg der $Cl^{\cdot}$-Ionen zu ersehen.

III. V E R S U C H E und E R G E B N I S S E

A. Vergleichende Untersuchungen an Zweigen glykophytischer und halophytischer Holzgewächse durch Benetzung mit Salzlösungen

Vergleichende Freilanduntersuchungen an glykophytischen und halophytischen Holzgewächsen sollten die Resistenz verschiedener Arten beider ökologischer Gruppen gegenüber bestimmten Salzeinwirkungen deutlich werden lassen. Um eine Differenzierung der Einwirkungsbedingungen vornehmen zu können, wurden die Salzbehandlungen an einigen glykophytischen Pflanzen auch im Gewächshaus durchgeführt. Da sich an glykischen Standorten aufgewachsene Exemplare halophytischer Arten gegenüber äußeren Salzeinwirkungen möglicherweise anders verhalten als an halischen Standorten, sollte die erwartungsgemäß hohe Widerstandsfähigkeit der oberirdischen Sproßteile eines Halophyten am natürlichen Standort im Experiment unter möglichst natürlichen Bedingungen überprüft und analysiert werden.

1. Resistenz gegen äußere Einwirkungen hochkonzentrierter Chloridlösungen im Freiland während der winterlichen Ruheperiode

Die an Küstenzonen und an Straßenrändern gelegentlich auf die oberirdischen Pflanzenteile gesprühten Chloridlösungen erreichen durch Verdunstung bei abnehmender Luftfeuchtigkeit oft sehr hohe Konzentrationen. Dementsprechend wurden auch im Experiment hochkonzentrierte NaCl- und $CaCl_2$-Lösungen verwendet, die beide eine etwa gleichgroße Cl^--Menge enthielten. Mit diesen Lösungen wurden im Forstbotanischen Garten von Hannov. Münden während des Winters 1964/65 durchschnittlich 13 Probezweige, im folgenden Winter durchschnittlich 11 Zweige von jedem der ausgewählten Holzgewächse benetzt. Die Ergebnisse dieser Behandlungen sind in Tab. 1 zusammengefaßt. Die hinter den Artnamen[+)] stehenden Zahlen geben jeweils die Bewertungsstufen (vgl.S.8) der betreffenden Salzschädigungen an. Die Anordnung der Arten in der Liste erfolgte nach den Ergebnissen der NaCl-Behandlungen. Entsprechend den Unterschieden im Ausmaß

[+)] Die Nomenklatur der untersuchten Holzgewächse entspricht der von KRÜSSMANN (1960).

der NaCl-Schädigungen wurden in ihr Unterteilungen vorgenommen, innerhalb derer die Arten alphabetisch geordnet sind. Die einzelnen Unterteilungen faßten wir zu drei Gruppen zusammen, aus denen die für die gegebenen Behandlungsbedingungen ermittelte NaCl-Empfindlichkeit der Arten hervorgeht:

I. Gruppe: schwach
II. " : mäßig
III. " : stark
} NaCl-empfindlich

Neben den Bewertungsstufen der Schädigungen durch NaCl sind zum Vergleich die der $CaCl_2$-Schädigungen angeführt.

Tab.1 Ergebnisse der N a C l - und C a C l $_2$ - Behandlungen im Freiland; die Zahlen geben die Schädigungsstufen wieder(vgl. Text).

	NaCl		$CaCl_2$	
	1964/65	65/66	64/65	65/66
I. Gruppe				
a) Acer platanoides	0	0	0	0
pseudoplatanus	0	0	0	0
Aesculus hippocastanum	0	0	1	0
Elaeagnus commutata	0	0	0	0
Gleditsia japonica	0	0	0	0
Parthenocissus quinquefolia	0	0	0	1
Populus canadensis	0	0	0	0
canescens	0	0		0
Caragana arborescens		0		0
Robinia pseudoacacia	0		0	
pseud.'Pyramidalis'	0		0	
b) Acer campestre	1	0	0	0
velutinum	0	1	0	1
Fraxinus ornus	0	1		0
Halimodendron halodendron	0	1	2	1
Lycium chinense	0	1	1	1
Ribes aureum	1	0	1	0
nigrum	1	0	0	0
Tamarix pentandra	0	1		
Ulmus glabra	1	0	0	1
Colutea arborescens		1		1
Lycium halimifolium		1		1
Malus silvestris	1		3	
Philadelphus coronarius		1		1
Populus alba 'Nivea'		1		0
Salix alba		1		1
purpurea v.lambertiana		1		0
Alnus glutinosa	0	2	0	2
Fraxinus excelsior	2	0	2	1
Lycium ruthenicum	0	2	2	2
Populus nigra	2	0	2	0
Rhamnus davuricus	2	0	2	2
Ribes alpinum	2	0	1	1

Salix daphnoides	1	1	0	1
fragilis	1	1	1	1
Sorbus japonica	1	1	1	
Amelanchier ovalis	1	2	4	2
Larix leptolepis	2	1	2	1
Lonicera periclymenum	1	2	4	2
Salix amygdalina	2	1	1	0
Tilia cordata	2	1	3	1
platyphylla	1	2	1	2
Elaeagnus angustifolia	2		2	
Ribes diacanthum		2		2
gordonianum		2		2
niveum		2		2
Acer mono	2	2	2	1
Berberis beaniana	2	2	3	
Larix decidua	2	2	5	4
Populus alba	2	2	2	2
Sorbus decora	2	2	2	2
II. Gruppe				
a) Sorbus serotina	3	0	3	1
Alnus hirsuta	1	3	1	3
Prunus padus	1	3	1	2
Sorbus aria	1	5	2	3
Berberis fendleri	2	3	2	2
Hippophaë rhamnoides	3	2	3	3
Lonicera xylosteum	3	2	3	2
Populus tremula	3	2	2	3
Rhamnus crenatus	3	2	2	1
Ribes americanum	3	2	3	2
Salix caprea	3	2	3	2
Sorbus commixta	3	2	3	
Symphoricarpus albus	3	2	2	3
Acer negundo	2	5	2	2
Fagus grandifolia	2	5	2	2
b) Alnus incana	3	3	3	3
Elaeagnus multiflora	3	3	3	3
Lonicera nigra	3	3	3	0
Prunus avium	3	3	3	1
Rhamnus catharticus	3	3	3	2
frangula	3	3	3	4
Ribes divaricatum	3	3	2	2
Salix pentandra	3	3	3	3
Ulmus laevis	3	3	3	2
Acer saccharinum	3		1	
sieboldianum	3		3	
Berberis koreana	3		2	
oblonga	3		1	
Betula ermanii	3		3	
pendula	3		3	
Fraxinus angustifolia	3		2	
Ligustrum vulgare	3		3	
Ostrya japonica	3			
Pseudotsuga menziesii 'Spirit'	3		4	
Quercus macranthera	3		5?	
macrocarpa	3		3	
Salix aurita	3		3	
Tsuga heterophylla	3			

III. Gruppe

a) Sorbus latifolia	3	4	1	3
Viburnum lantana	3	4	3	1
Acer carpinifolia	4		4	
davidii	4		4	
grosseri v. hersii	4		3	
monspessulanum	4		3	
Amelanchier spicata	4		3	
Berberis aggregata	4		4	
vulgaris		4		1
Betula humilis		4		0
Carpinus betulus v.quercifolia	4		4	
Castanea dentata	4		1	
Chamaecyparis pisifera	4		4	
Cornus alba	4		4	
Crataegus coccinoides	4		3	
lavallei	4		3	
monogyna	4		3	
oxyacantha	4		4	
punctata	4		4	
sanguinea	4		4	
Euonymus europaeus	4		4	
latifolius	4		3	
Fraxinus holotricha	4		3	
Geditsia triacanthos		4?		4?
Lonicera amoena 'Alba'		4		3
caprifolium	4		3	
coerulea	4		4	
ledebourii	4		3	
maackii	4		3	
morrowii	4		4	
Platanus acerifolia	4		1	
Pseudotsuga menziesii				
'9 Spirit n'	4			
'34 Tenino S'	4			
Quercus bicolor	4		3	
cerris	4		3	
heterophylla	4		3	
palustris	4		5	
robur	4		4	
rubra	4		3	
Rhamnus infectorius	4		4	
Ribes sanguineum	4		3	
Rosa canina	4		4	
rugosa	4		4	
virginiana	4		3	
Sambucus canadensis	4		4	
nigra	4		3	
racemosa	4		4	
Sorbus hybrida	4		3	
torminalis	4		4	
Stewartia serrata		4		0
Tilia euchlora	4		4	
Ulmus carpinifolia		4		3
Virburnum molle		4		3
opulus		4		0
Prunus spinosa	5	4	5	4

b) Berberis thibetica	5	5	5	
Acer ginnala	5		2	
palmatum	5		4	
spicatum	5		5	
tataricum	5		3	
Amelanchier asiatica	5		5	
grandiflora	5		4	
Berberis bretschneideri	5		5	
dictyophylla	5		4	
dielsiana 'Compacta'		5		3
gagnepaini		5		5
giraldii	5		5	
hookeri	5		5	
julianae	5		5	
thunbergii	5		3	
tischleri	5		3	
Betula pubescens	5		3	
schmidtii	5		5	
Carpinus betulus	5		5	
Celtis australis		5		5
caucasica	5		3	
occidentalis		5		3
Clematis vitalba	5		5	
Cornus alba 'Kesselringii'	5		5	
'Sibirica'	5		5	
'Spaethii'	5		5	
amomum	5		5	
mas	5		5	
sanguinea	5		4	
stolonifera 'Flaviramea'	5		3	
Corylus americana		5		3
avellana	5		5	
colurnoides	5		4	
cornuta	5		5	
sieboldiana	5		2	
Cotoneaster integerrimus	5		5	
Crataegus crus-galli	5		4	
grignonensis	5		3	
intricata	5		3	
prunifolia	5		4	
sorbifolia	5		3	
Elaeagnus ebbingei	5		5	
pungens v.reflexa	5		5	
v.simoni	5		5	
umbellata	5		5	
Euonymus pauciflorus		5		3
verrucosus	5		4	
Fagus orientalis	5		0	
silvatica	5		3	
silv. v. laciniata	5		1	
v. quercifolia	5		5	
Hedera helix	5			
Ilex aquifolium	5		5	
Laburnum anagyroides	5		0?	
Lonicera involucrata	5		4	
purpusii		5		5
syringantha	5		3	
tatarica	5		3	

Mespilus germanica	5		3	
Metasequoia glyptostroboides	5		4	
Morus alba		5		3
Picea abies	5		5	
Pinus cembra	5		5	
silvestris	5		5	
Prunus mahaleb	5		4	
serotina	5		5	
Pseudotsuga menziesii 'Shuswap 5'	5			
Pyracantha atalantioides	5		5	
coccinea	5		5	
cocc.'And.an H.Bruns'	5		5	
'Kasan'	5		5	
'Orange Giant'	5		5	
crenatoserrata	5		5	
Quercus alba	5		5	
libani	5		3	
muehlenbergii	5		3	
petraea	5		3	
pyrenaica	5		5	
Rhamnus utilis	5		5	
Ribes giraldii	5		5	
magdalenae	5		5	
Rosa rubiginosa	5		5	
Salix alba v. vitellina	5		4	
Sophora japonica	5		5	
Sorbus aucuparia	5		3	
intermedia	5		3	
koehneana	5		5	
pohuashanensis	5		3	
rufo-ferruginea	5		3	
sambucifolia	5		4	
vilmorini	5		5	
Symphoricarpus chenaultii	5		5	
orbiculatus	5		4	
Syringa vulgaris		5		0
Taxus baccata	5		5	
Ulmus pumila v. arborea	5		3	

Die Artenliste der Tab. 1 umfaßt einschließlich der Unterarten, Varietäten und Formen insgesamt 240 verschiedene Holzgewächse. Da die meisten von ihnen rein glykophytische Arten sind, überrascht es nicht, daß sich der weitaus größte Teil aller untersuchten Pflanzen (63%) als stark NaCl-empfindlich erwies. Unter ihnen befinden sich bis auf zwei Ausnahmen (Pseudotsuga menziesii 'Spirit' und Tsuga heterophylla, die mäßig NaCl-empfindlich sind) auch die immergrünen Laub- und Nadelhölzer. Die Einwirkungen der hochkonzentrierten NaCl-Lösung führte bei 40% aller Bäume und Sträucher zum völligen Absterben sämtlicher Probezweige. Neben einer solch hohen Anzahl totalgeschädigter Zweige tritt die Widerstandsfähigkeit der oberirdischen Sproßorgane anderer glykophytischer Holzgewächse, die durch die NaCl-Einwirkungen keinerlei Schädigungen erlitten, besonders deutlich hervor. Eine derartige hohe Resistenz zeigten jedoch nur verhältnismäßig wenige Arten (5%). Zusammen mit den Baum- und Straucharten, deren Probezweige gering oder nur teilweise geschädigt worden waren, wurden diese Holzgewächse zu der Gruppe der schwach NaCl-empfindlichen Arten gezählt, die insgesamt knapp ein Viertel (22%) aller untersuchten Pflanzen enthält. In dieser Empfindlichkeitsstufe stehen auch die behandelten halophytischen Arten. Ungefähr 15% der Pflanzen konnten aufgrund der NaCl-Schädigungen an ihren Probezweigen als mäßig NaCl-empfindlich eingestuft werden.

Vergleicht man die einzelnen Behandlungsergebnisse an den Holzgewächsen im Forstbotanischen Garten mit den Schädigungen der Bäume und Sträucher an den Bundesautobahnen, so läßt sich feststellen, daß durch Benetzungen mit einer hochkonzentrierten NaCl-Lösung die Salzbesprühungen der Pflanzen an den Fahrbahnen gut reproduziert werden konnten. Das Ausmaß der Schädigungen sowie die Schädigungsbilder an den behandelten Zweigen entsprachen im allgemeinen denen der Pflanzen an den Bundesautobahnen, obwohl die Standortsverhältnisse sonst unterschiedlich waren (vgl. SAUER 1964).

Da die $CaCl_2$-Behandlungen an den Probezweigen von 233 verschiedenen, in Tab. 1 aufgeführten Holzgewächsen parallel zu den NaCl-Behandlungen erfolgten und jeweils gleichgroße NaCl- und $CaCl_2$-Mengen (230 g/l) mit ungefähr gleichem Cl^--Gehalt verwendet wurden, können die Versuche mit beiden Salzen direkt

miteinander verglichen werden. Die Ergebnisse sind der Übersichtlichkeit halber in Tab. 2 zusammengefaßt.

Schädigungsausmaß	% aller Holzgew.	Anzahl der verschiedenen Holzgewächse	Stufe der NaCl- $CaCl_2$-Empfindlichkeit
NaCl-Sch. = $CaCl_2$-Sch.	65% { 48%	111	
NaCl-Sch. ≈ $CaCl_2$-Sch.	65% { 17%	41	
NaCl-Sch. < $CaCl_2$-Sch.	35% { 4%	9 { 5	I II
		9 { 3	II III
		9 { 1	I III
NaCl-Sch. > $CaCl_2$-Sch.	35% { 31%	72 { 12	III I
		72 { 50	III II
		72 { 10	II I

Tab. 2 Zusammenfassende Gegenüberstellung der Ergebnisse der NaCl- und $CaCl_2$-Behandlungen im Freiland.

Die Tatsache, daß bei fast der Hälfte (48%) aller untersuchten Holzgewächse die Ergebnisse der NaCl- und $CaCl_2$-Behandlungen völlig gleich waren, macht deutlich, daß bei sehr starker Chlorideinwirkung das Schädigungsausmaß in vielen Fällen nicht wesentlich durch die unterschiedlichen Eigenschaften der Na^+- und Ca^{++}-Ionen (vgl. ARNOLD 1955) beeinflußt wird. Bei rund 17% aller Arten treten nur innerhalb einer Stufe Schwankungen zwischen der NaCl- und $CaCl_2$-Empfindlichkeit auf. Ungefähr 35% der behandelten Baum- und Straucharten ließen deutlichere Unterschiede erkennen. Nur wenige von ihnen erwiesen sich gegenüber den $CaCl_2$-Einwirkungen empfindlicher als gegenüber denen des Natriumchlorids. Das $CaCl_2$ schädigte nur die Probezweige einer Art (Larix decidua) erheblich stärker als das NaCl. Der umgekehrte Fall zeigte sich bei verhältnismäßig vielen Arten: Syringa vulgaris, Laburnum anagyroides, Fagus orientalis, Fagus silvatica v. laciniata, Betula humilis, Stewartia serrata, Viburnum opulus, Berberis vulgaris, Castanea dentata, Platanus acerifolia, Acer ginnala, Corylus sieboldianum.

STRONG (1944) und HOLMES (1960) machten eine ähnliche Feststellung, daß nämlich bei Versalzung des Substrates die unter-

suchten Holzgewächse durch $CaCl_2$ weniger geschädigt wurden als durch NaCl. Es liegt die Vermutung nahe, daß die meist geringere Schädlichkeit der $CaCl_2$-Lösungen auf der Bedeutung der physikalisch-chemischen Eigenschaften der Ca^{++}-Ionen für die Permeabilitätsverhältnisse und den Ionentransport beruhen. Die entquellende Wirkung der Ca^{++}-Ionen vermag die Gewebe vieler Arten in gewissem Maße vor den schädigenden Wirkungen der Cl^--Ionen zu schützen (HÖFLER 1940, BAUCH 1964, HENRICKS 1964, VAN STEVENINCK 1965). Die quellende Wirkung der Na^+-Ionen scheint demgegenüber das passive Eindringen des Salzes zu erleichtern (ARNOLD 1955).

Aus den Versuchsergebnissen der Tab. 1 ist ersichtlich, daß nicht nur zwischen Halophyten und Glykophyten Unterschiede in der Chloridresistenz ihrer oberirdischen Sproßorgane bestehen, sondern daß es auch unter den glykophytischen Holzgewächsen Arten gibt, die sich in ihrer Empfindlichkeit gegenüber äußeren NaCl- bzw. auch $CaCl_2$-Einwirkungen zur Winterzeit sehr stark unterscheiden. Da die Einwirkungsbedingungen der Salze für alle untersuchten Arten weitgehend gleich waren und in Parallelversuchen mehrere Exemplare einer Art immer in etwa gleicher Weise reagierten, sind diese Unterschiede als artspezifisch anzusehen. Selbst innerhalb einer Gattung können sowohl hinsichtlich der schädigenden Einwirkungen eines Salzes, als auch im Hinblick auf das Schädigungsausmaß beider Salze sehr unterschiedlich empfindliche Arten vertreten sein. Bestimmte Gattungen zeichnen sich jedoch dadurch aus, daß ihre verschiedenen Arten - soweit untersucht - alle gleichermaßen empfindlich bzw. widerstandsfähig sind. Wie sehr sich einzelne Gattungen glykophytischer Holzgewächse unter den genannten Versuchsbedingungen z.B. in ihrer NaCl-Resistenz unterscheiden, zeigt die Tab. 3. Die drei Empfindlichkeitsgruppen (I, II, III) sind wie in Tab. 1 nach dem Ausmaß der Schädigungen unterteilt.

Während z.B. die Gattung Sorbus sowohl schwach, als auch mäßig und stark NaCl-empfindliche Arten aufweist, befinden sich in der Gattung Populus vornehmlich sehr NaCl-resistente, in den Gattungen Cornus und Corylus dagegen sehr NaCl-empfindliche Arten. Zwischen den Gattungen Populus und Cornus bestehen die gleichen Unterschiede auch hinsichtlich der $CaCl_2$-Resistenz ihrer untersuchten Arten (s. Tab. 4). Auf Grund dessen läßt sich vermuten, daß sich die Arten dieser beiden Gattungen unter den gegebenen Einwirkungsbedingungen in ihrer allgemeinen Chloridresistenz (Chloridempfindlichkeit) unterscheiden.

	I a	I b	II a
P O P U L U S	canadensis canescens	alba 'Nivea' nigra alba	tremula
A L N U S		glutinosa	hirsuta
S A L I X		daphnoides fragilis alba purpurea v. lamb. amygdalina	caprea
R I B E S		aureum nigrum alpinum diacanthum gordonianum niveum	americar
R H A M N U S		davuricus	carthati crenatus
L O N I C E R A		periclymenum	xylosteu
S O R B U S		japonica decora	aria commixta serotina
B E R B E R I S		beaniana	fendleri
P R U N U S			padus
Q U E R C U S			
E U O N Y M U S			
C O R N U S			
C O R Y L U S			

Tab. 3 N a C l - Empfindlichkeit einzelner Arten verschiedener Gattungen.

I: s
II: m
III: s

Die in
waren

		NaCl		$CaCl_2$	
		1964/65	65/66	64/65	65/66
POPULUS	alba	2	2	2	2
	alba 'Nivea'		1		0
	canadensis	0	0	0	0
	canescens	0	0		0
	nigra	2	0	2	0
	tremula	3	3	2	3
CORNUS	alba	4		4	
	alba 'Kesselringii'	5		5	
	alba 'Sibirica'	5		5	
	alba 'Spaethii'	5		5	
	amomum	5		5	
	mas	5		5	
	sanguinea	5		4	
	stolonifera 'Flav.'	5		3	

Tab.4 Gegenüberstellung von NaCl- und $CaCl_2$-Behandlungsergebnissen. Ein Beispiel deutlicher Unterschiede in der Cl`-Resistenz zwischen einigen Arten zweier Gattungen.

2. Schädigungen an Zweigen glykophytischer Holzgewächse im Gewächshaus in Abhängigkeit von der Konzentration der einwirkenden Chloridlösungen

Durch die zuvor beschriebenen Untersuchungsergebnisse sind artspezifische Resistenzunterschiede deutlich geworden, die nach äußerer Einwirkung sehr konzentrierter Chloridlösungen auftraten. Damit blieb jedoch die Frage bestehen, ob und wie sich die ermittelten Unterschiede im Ausmaß der Schädigungen mit Änderung der einwirkenden Salzkonzentration verschieben.

a) Salzbehandlungen während der winterlichen Ruheperiode

Im Gewächshaus durchgeführte Versuche konnten für die Klärung dieser Frage Anhaltspunkte geben. Entsprechend den Freilandversuchen im Forstbotanischen Garten wurden während der winterlichen Ruheperiode Probezweige eingetopfter Buchen und Eichen durch kurzzeitiges Eintauchen mit unterschiedlich konzentrierten NaCl- und $CaCl_2$-Lösungen benetzt. Um die Ergebnisse der verschieden starken Salzeinwirkungen miteinander vergleichen zu können, wurden in diesem Falle jeweils nur die Zweigenden bis zum Ansatz des letztjährigen Jungtriebs

behandelt. Nach dem allgemeinen Blattaustrieb im Frühjahr zeigte sich, daß die Probezweige der Buchen und Eichen durch die Einwirkungen der niedrigsten NaCl- (1,0 mol.) und $CaCl_2$-Konzentration (0,5 mol.) "mäßig geschädigt", durch die nächst höhere (2,0 mol. NaCl; 1,0 mol. $CaCl_2$) "stark geschädigt" und durch die stärkste Konzentration (4,0 mol. NaCl; 2,0 mol. $CaCl_2$) "total geschädigt" worden waren. Da sich den Konzentrationsunterschieden der Lösungen entsprechend unterschiedlich große Chloridmengen auf den Zweigen der beiden Arten befunden hatten, läßt sich sagen, daß sich in diesen Versuchen die Schädigung gleichsinnig mit der Abstufung der einwirkenden Salzkonzentrationen geändert hat. Aufgrund dieses Ergebnisses ist es wahrscheinlich, daß die im Forstbotanischen Garten ermittelten artspezifischen Resistenzunterschiede zumindest für den Schwankungsbereich der Konzentrationen 1,0 - 4,0 mol. NaCl bzw. 0,5 - 2,0 mol. $CaCl_2$ und für Einwirkungen während der winterlichen Ruheperiode Gültigkeit besitzen. Hierfür spricht auch die Tatsache, daß bei den allermeisten Arten, die in beiden Wintern im Forstbotanischen Garten untersucht wurden, keine oder nur geringe Streuungen im Schädigungsausmaß auftraten.

b) Salzbehandlungen gegen Ende der winterlichen Ruheperiode

Als Ergänzung zu den Versuchen während der Winterzeit wurden an Buchen und Fichten im Gewächshaus zu der Zeit Salzbehandlungen durchgeführt, zu der eine stärkere Stoffwechselaktivität in den Sprossen anzunehmen war. Kurz vor Beginn und während des Treibens der Knospen erfolgten in Anpassung an die aus Vorversuchen sichtbar gewordene größere Empfindlichkeit die Behandlungen nach der auf Seite 6 unter 2b) beschriebenen Methode. Nach dem allgemeinen Blattaustrieb im Mai wurden die in Tab. 5a und 5b zusammengefaßten Ergebnisse ermittelt. Die behandelten Buchenzweige zeigten mehrfach ein eigenartiges Verhalten gegenüber den Einwirkungen abgestuft konzentrierter Chloridlösungen. Zu beiden Untersuchungszeitpunkten schädigte die schwächste (0,1 mol. = 0,58%) NaCl-Konzentration die Probezweige so, daß deren Knospen nicht mehr austreiben konnten. Die nächst stärker konzentrierte NaCl-Lösung verursachte dagegen zum ersten Behandlungszeitpunkt keine Schädigungen und

zum zweiten nur eine geringe Hemmung des Austriebs. Die Einwirkungen aller stärkeren NaCl-Konzentrationen führten zum völligen Absterben der Knospen (bzw. der ganzen Zweige). Zum ersten Untersuchungstermin, als die Buchenzweige noch keine Anzeichen des Treibens erkennen ließen, trat an ihnen nach der Behandlung mit verschiedenen, äquimolaren KCl-Lösungen Ähnliches ein. Die Probezweige vermochten die KCl-Einwirkungen einer etwas höheren äquimolaren Konzentration als in den NaCl-Serien wesentlich besser zu überleben als die der schwächsten (0,1 und 0,25 mol. KCl-) Konzentrationen. Etwas später, kurz vor dem Austreiben, reagierten die Probezweige jedoch anders auf die Einwirkungen der KCl-Lösungen. Wie bei den verschiedenen, äquimolaren $CaCl_2$-Lösungen war dieses Mal nur die Lösung mit der schwächsten Salzkonzentration für die Probezweige unschädlich. Sie rief lediglich eine geringe Verzögerung beim Austrieb der Blätter hervor. Die anderen Probezweige der KCl- bzw. $CaCl_2$-Versuchsserien starben durch die Einwirkungen der stärker konzentrierten Lösungen ab.

Die Fichtenzweige ertrugen die Chlorideinwirkungen während dieser Behandlungen im ganzen gesehen besser als die der Buchen. Auch hier kam es vor, daß durch die Einwirkungen einer schwächeren Salzlösung stärkere Schädigungen hervorgerufen wurden als durch stärker konzentrierte Lösungen, jedoch nur nach Einwirkung der $CaCl_2$-Konzentrationsreihen und im Vergleich zu den entsprechenden Erscheinungen an den behandelten Buchenzweigen weniger ausgeprägt.

Außer bei diesen Versuchen stellten sich ähnliche Absterbeerscheinungen innerhalb von Behandlungsserien mit abgestuft konzentrierten NaCl-Lösungen an abgeschnittenen Zweigen von Cornus sanguinea, Lonicera xylosteum, Lonicera nigra und Corylus avellana ein, die mit der Schnittfläche im Leitungswasser standen. Dabei war es gleichgültig, ob die Zweigenden, deren Knospen bereits zu treiben begannen, mit den verschieden starken Salzlösungen einmalig benetzt oder für 48 Stunden in diese eingetaucht wurden.

Da eindeutig und wiederholt festgestellt wurde, daß die äußeren Einwirkungen niedriger Chloridkonzentrationen die Zweige verschiedener Holzgewächse kurz vor dem Austrieb stärker schädigten als höher konzentrierte Lösungen, ist es denkbar,

daß solche Ergebnisse auch am Standort von Bedeutung sind. Auf diese Erscheinungen wird noch näher einzugehen sein (s.S. 59).

Tab. 5a

Fagus silvatica			K	molare Lösungen				
			0,0	0,1	0,25	0,5	1,0	2,0
I.	24. -26.IV.64	NaCl	0	+	0	+	+	+
II.	11. -13. V.64		0	+	(0)	+		
I.	26. -28.IV.64	KCl	0	+	+	(0)	+	+
II.	11. -13. V.64		0	(0)	+	+		
II.	11. -13. V.64	$CaCl_2$	0	(0)	+	+	+	

Tab. 5b

Picea abies			K	molare Lösungen				
			0,0	0,1	0,25	0,5	1,0	2,0
I.	22. -24.IV.64	NaCl	0	0	0	0	+	+
II.	29.IV.- 1. V.64		0	0	0	0	+	+
I.	26. -28.IV.64	KCl	0	0	0	0	(0)	+
II.	29.IV.- 1. V.64		0	0	0	(0)	(+)	+
II.	29.IV.- 1. V.64	$CaCl_2$	0	0	(0)	0		(+)

Tab. 5a und 5b Schädigungen an Buchen- und Fichtenzweigen nach 48-stündigen Einwirkungen abgestuft konzentrierter Lösungen verschiedener Chloride im Gewächshaus.

I.: kurz vor Beginn des Treibens
II.: während des Treibens der Knospen
K = Kontrolle (Leitungswasser)

Fagus: 0 = ungeschädigt, normaler Entwicklungsablauf
(0)= ungeschädigt, gehemmter Entwicklungsablauf
\+ = totalgeschädigt

Picea: 0 = ungeschädigt
(0)= schwach geschädigt (Nadeln z.T. braun, Knospenaustrieb z.T. gehemmt)
(+)= stark geschädigt (fast alle Nadeln braun, Knospen z.T. abgestorben)
\+ = totalgeschädigt

3. Schäden an Zweigen glykophytischer Holzgewächse als Folge spezifischer Wirkungen der Cl^--Ionen

Wie schon aus den Ergebnissen der in Leitungswasser getauchten Kontrollen zu entnehmen war (s. Tab. 5a und 5b), können die in den Versuchsserien mit Chloridlösungen aufgetretenen Schädigungen nicht durch die 48-stündige Submersion verursacht sein. Zweige, die in abgestuft konzentrierte Saccharose-Lösungen untergetaucht worden waren, zeigten ebenfalls keine Schädigungen (s. Tab. 6). Da die osmotischen Werte der Saccharose-Lösungen ungefähr denen der verwendeten NaCl-Lösungen entsprachen (nach WALTER 1931) war somit auch erwiesen, daß die osmotische Wirkung der Salzlösungen nicht, zumindest aber nicht allein für das Absterben der Probezweige verantwortlich zu machen ist. Die Schädigungen, die sich nach dem Eintauchen in Chloridlösungen an den Probezweigen der Buchen und Fichten entwickelten, sind demnach auf die unmittelbare toxische Wirkung der Chloride zurückzuführen.

	NaCl Saccharose		24.-26.IV.64 22.-24.IV.64 27.-29.IV.64 22.-24.IV.64	
Lsg.	mol.	Atm.	Fagus silvatica	Picea abies
NaCl	0,1	4,33	+	0
Sacch.	0,16	4,22	0	0
NaCl	0,25	9-10	0	0
Sacch.	0,33	9,00	0	0
NaCl	0,5	20,96	+	0
Sacch.	0,65	19,61	0	0
NaCl	1,0	43,2	+	+
Sacch.	1,0	34,6	0	0
NaCl	2,0	96,4	+	+
Sacch.	2,0	116,6	0	0

Tab. 6 Schädigungen an Buchen und Fichtenzweigen im Gewächshaus nach 48-stündigen Einwirkungen abgestuft konzentrierter, etwa isotonischer NaCl- und Saccharose-Lösungen.

(+ = totalgeschädigt, 0 = ungeschädigt)

Um zu ermitteln, ob Salze mit anderen Anionen als das Cl^- die Sproßorgane von Holzgewächsen nach äußeren Einwirkungen im gleichen Maße schädigen wie die Chloride, wurden Zweige mit sehr konzentrierten, meist gesättigten Lösungen auch anderer Salze behandelt. An Probezweigen eingetopfter Fichten erfolgten die Salzbehandlungen einerseits durch 48-stündiges Untertauchen in die Lösungen, andererseits in Form von Benetzung durch einmaliges, kurzzeitiges Eintauchen. Einmalige Benetzungen wurden außerdem auch an Zweigen eingetopfter

Buchen und Eichen sowie an abgeschnittenen, im Gewächshaus in Leitungswasser gestellten Zweigen von Cornus sanguinea und Ulmus carpinifolia v. suberosa vorgenommen. Die Ergebnisse sind in Tab. 7a und 7b dargestellt.

Tab. 7a 48-stündiges Eintauchen

Konzentration : April 1964	16% K_2SO_4	40% Na_2HPO_4	38% KCL	36% NaCl	6% NaCl
Picea abies	0	(0)	+	+	+

Tab. 7b Benetzung durch kurzzeitiges Eintauchen

Konzentration: April 1964	16% K_2SO_4	40% Na_2HPO_4	40% KNO_3	40% $NaNO_3$	38% KCL	36% NaCl	27% $FeCl_3$
Picea abies	0	(0)	(0)	+			
Fagus silvatica	0	0	(0)	+	+	+	+
Quercus robur	0	(0)	0	+	+	+	+
Cornus sanguinea	0	0	(0)	+	+	+	
Ulmus carpinifolia v. suberosa	0	0	0	+	+	+	

Tab. 7a und 7b Schädigungen an Zweigen einiger Holzgewächse nach Einwirkung verschiedenartiger Salzlösungen im Gewächshaus.

(Legende entsprechend Tab. 5a und 5b)

Aus diesen Tabellen ist ersichtlich, daß zum Entwicklungsstadium des Untersuchungsmaterials (kurz vor Beginn des Treibens) z.T. sehr starke Unterschiede in der Empfindlichkeit gegen Salze mit verschiedenen Anionen bestehen. Während die mit Cl^--Salzen behandelten Probezweige alle gleichermaßen abstarben, blieben die in die Phosphat-Lösung getauchten Zweigteile weitgehend ungeschädigt. Die Einwirkungen des verwendeten Sulfats schädigten in keinem Falle. Ein besonders deutliches Beispiel dafür, daß auch verschiedene Kationen in Verbindung mit ein und demselben Anion für das Auftreten von Unterschieden im Grad der Schädigung verantwortlich sein können, sind die Versuchsergebnisse mit KNO_3- und $NaNo_3$-Lösungen. Die durch kurzzeitiges Eintauchen benetzten Zweige aller Arten wurden durch die $NaNO_3$-Einwirkungen wesentlich stärker geschädigt als durch entsprechende KNO_3-Behandlungen.

Derartige Unterschiede in der Schädlichkeit verschiedener Salze sind sehr häufig festgestellt worden (SCHWANITZ und HAHN 1954, BIEBL und ROSSI-PILLHOFER 1955, GARBER 1964, GREGORY und BRADSHAW 1965). In den vorliegenden Fällen beruhen sie vermutlich nicht nur auf der plasmatischen, sondern auch auf der konstitutionellen Resistenz der Sproßorgane gegenüber den

in vielerlei Hinsicht verschiedenen Salzlösungen. Die verwendeten Salze unterscheiden sich sowohl in ihren physikalisch-chemischen Eigenschaften, als auch in ihrer physiologischen Wirkung. Hinzu kommt, daß die Giftwirkungen z.B. der Chloride nicht nur auf der Wirkung der Salze an sich zu beruhen braucht, sondern auch auf die Anhäufung toxischer Stoffwechselprodukte infolge eines gestörten Stoffwechsels zurückgehen kann (vgl. STROGONOV 1964).

4. Salzbehandlungen an dem Halophyten Tamarix gallica während des Austriebs am natürlichen Standort

Die Ergebnisse der Benetzungsversuche im Forstbotanischen Garten hatten gute Übereinstimmungen mit den Salzschädigungen gezeigt, die an den Bäumen und Sträuchern entlang den Bundesautobahnen beobachtet wurden. Es sollte nun untersucht werden, ob sich auch die Beobachtungen an Pflanzen, die an ihrem natürlichen Standort mit Salzlösungen besprüht werden, im Experiment reproduzieren lassen.

Folgende Standortsbeobachtungen und Versuche geben Hinweise für das Verhalten halophytischer Bäume und Sträucher gegenüber Seewasserbenetzungen am natürlichen Standort zur Austriebszeit.

Mitte März 1966 waren nach stürmischen Tagen an der spanischen Mittelmeerküste weite Teile des Strandes der Bucht von Rosas (Costa Brava) bis zu den Sekundärdünen hin überflutet. Einige Tamarix-Büsche, die noch vor den Sekundärdünen wuchsen, standen im Meerwasser. Ihre untersten Zweige waren untergetaucht. Die Tamarisken hatten zu der Zeit bereits ausgetrieben. Die Jungtriebe dieser Büsche wiesen eine durchschnittliche Länge von 2 cm auf. Als nach einigen Tagen die Überflutungen zurückgegangen waren (s. Abb. 1), zeigten sich an den Spitzen der Jungtriebe, die im Meerwasser gehangen hatten, Absterbeerscheinungen. Offensichtlich so weit, wie die Zweige vom Salzwasser überspült worden waren, wurden die Jungtriebe von ihrer Spitze her bräunlich (vgl. Abb. 2). Die einjährigen Zweigenden waren anscheinend schon durch frühere Überschwemmungen mehr oder weniger weit abgestorben und vertrocknet. - Wie aus diesen Beobachtungen hervorgeht, scheinen derartige Meerwassereinwirkungen für die Pflanzen überraschenderweise ein wichtiger ökologischer Standortsfaktor zu sein. Es sollte deshalb im Experiment geklärt werden, wie lange Tamariskenzweige während dieses Entwicklungsstadiums in Meerwasser untergetaucht sein können, ohne Schaden zu erleiden.

Abb. 1

TAMARIX-Versuchsbusch

am Mittelmeer-Strand
der Bucht von Rosas,
Costa Brava (Spanien)

Abb. 2

Abgestorbene
TAMARIX-Zweigenden

(absterbende
Jungtriebspitzen: weiß)

nach Meerwasser-Überflutung
am Strand der Bucht von
Rosas/Costa Brava

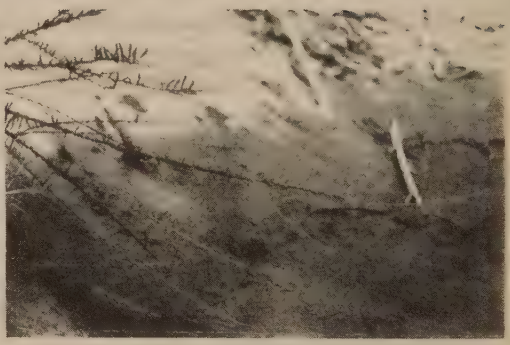


Abb. 3

Abgestorbene
TAMARIX-Zweigenden

nahe des Mittelmeer-Strandes
in Les S^{tes}. Maries,
Camargue/Südfrankreich

In der Nähe der Ortschaft San Pedro Pescador befanden sich am Strand der Bucht von Rosas einige Tamarix-Büsche, die den Überflutungen ausgesetzt und deshalb als Versuchsbüsche besonders geeignet waren. An Zweigen dieser Büsche wurden auf folgende Weise Salzbehandlungen durchgeführt: In mit Meerwasser gefüllte Flaschen (1 Liter Inhalt) wurden Probezweige bis zum Boden eingeführt, und die Flaschen mit Staniolmanschetten abgedichtet, welche die Zweige in Höhe der Flaschenöffnung umgaben. Nach verschieden langer Einwirkungszeit wurden die Zweige aus den vor Erhitzung geschützten Lösungen herausgenommen. Sie blieben weiterhin an der Mutterpflanze, damit sich eventuelle Schäden an ihnen voll entwickeln konnten. Nach etwa drei Wochen erfolgten die endgültigen Auswertungen dieser Tauchversuche, die in Tab. 8 zusammengefaßt sind.

Tab. 8

Tamarix gallica		Tage im Meerwasser 1	2	3	4	6	7
3 cm lange Jungtriebe	22.III.66	0	0	+	+	+	+
5 cm lange	7. IV.66	0	(0)	(0)			

Tab. 9

Tamarix gallica		molare NaCl-Lsg. Meerwasser	0,5	1,0	2,0
7. - 8.IV.66	1 Tag	0		0	(+)
7. - 9.IV.	2 Tage	(0)		(0)	+
7. -10.IV.	3 Tage	(0)	(0)	(0)	+

Tab. 8 und 9 Schädigungen an Zweigen von Tamarix gallica am Mittelmeerstrand (Bucht von Rosas/Spanien) nach unterschiedlich langem Eintauchen in Meerwasser und abgestuft konzentrierten NaCl-Lösungen.

0 = Jungtriebe ungeschädigt
(0) = " mit abgestorbenen Spitzen
(+) = " untere (älteste) Teile z.T. lebend
\+ = " total abgestorben

In der ersten Versuchsserie (22.III.66) blieben die für 1 bzw. 2 Tage in Meerwasser getauchten Zweige mit ihren Jungtrieben ungeschädigt, während die Jungtriebe der Probezweige, die 3 Tage und länger den Meerwassereinwirkungen ausgesetzt waren, völlig abstarben. Auch die behandelten vorjährigen Zweigenden vertrockneten allmählich. Zwischen dem zweiten und dritten Einwirkungstag mußte die Widerstandskraft der Zweige überraschend schnell zusammengebrochen sein. Schon nach dem Herausnehmen der Probezweige aus den Lösungen war an der Verfärbung der Jungtriebe zu erkennen, daß sie bereits total geschädigt waren. Zu Beginn der ersten Behandlungen hatten die Jungtriebe der Probezweige erst eine durchschnittliche Länge von 3 cm; 16 Tage später waren sie jedoch schon durchschnittlich 5 cm lang. Entsprechend diesen Änderungen im Entwicklungszustand der Jungtriebe traten bei der späteren Versuchsserie (7.IV.66) ein anderes Schädigungsausmaß und andere Schädigungsbilder auf als zur Zeit der ersten Versuche. Der auffallend starke Unterschied im Ausmaß der Schädigungen zwischen den zwei- und dreitägigen Meerwassereinwirkungen war nicht mehr vorhanden. Die Probezweige wiesen nach beiden Einwirkungszeiten gleichermaßen geringe Schädigungen auf. Nur die Spitzen ihrer Jungtriebe waren durch die Behandlungen abgestorben. An der Überlebensmöglichkeit ganzer Zweige gemessen hatte die Resistenz der Tamarix-Zweige mit fortgeschrittenem Austrieb zugenommen. Da Kontrollzweige in sehr schwach konzentrierten Salzlösungen keine Submersionsschäden infolge des gehemmten Gasstoffwechsels aufwiesen, sind die in den Versuchsserien aufgetretenen Schädigungen auf die Einwirkungen des Natriumchlorids zurückzuführen. - Die Ergebnisse der in Kapitel 2b) geschilderten Versuche deuteten darauf hin, daß die Zweige sommergrüner glykophytischer Holzgewächse während des Blattaustriebs im Frühjahr sehr stark in ihrer Salzresistenz geschwächt sind. Aus diesen Versuchen geht hervor, daß auch sommergrüne Halophyten, wie Tamarix gallica, zumindest in einem gewissen Stadium des Austriebs eine besonders empfindliche Phase gegenüber äußeren Salzeinwirkungen besitzen (vgl. auch 2. Teil, S. 64).

Die bei Überflutungen in Meerwasserlachen hängenden Tamariskenzweige sind bei allmählicher Verdunstung des Wassers

höheren Salzkonzentrationen ausgesetzt als im normalen, frischen Meerwasser. Es stellte sich also die Frage, wie sich die jüngsten Sproßteile, die sich den Beobachtungen nach als die empfindlichsten erwiesen hatten, gegenüber den Einwirkungen konzentrierterer NaCl-Lösungen verhalten. Parallel zu den Behandlungen mit Meerwasser erfolgten deshalb auch Versuche mit abgestuft konzentrierten NaCl-Lösungen. Ihre Ergebnisse sind in Tab. 9 dargestellt. Die Konzentration des Meerwassers entsprach ungefähr der einer 0,5 molaren NaCl-Lösung. (Eine genaue NaCl-Gehaltmessung des Meerwassers war nicht möglich.). Es zeigte sich, daß die Tamarix-Probezweige die schädigenden Einwirkungen einer 1,0 molaren NaCl-Lösung in diesen Versuchen genau so gut ertrugen wie die des Meerwassers oder die einer 0,5 molaren NaCl-Lösung, obwohl die NaCl-Konzentration in jener Lösung viel höher ist als im Meerwasser. Selbst nach dreitägiger Submersion traten an den Probezweigen nur geringe Schädigungen ihrer Jungtriebe auf. Daraus ist also abzuleiten, daß Tamariskenzweige in einem entsprechenden Entwicklungsstadium wie zur Zeit dieser Untersuchungen einen längeren, etwa dreitägigen Aufenthalt in einer Meerwasserlache überleben, deren NaCl-Konzentration durch Verdunstung des Wassers allmählich ansteigt. Werden dabei aber Salzkonzentrationen erreicht, die mehrfach stärker sind als die im Meerwasser, so sterben - wie aus der Behandlung mit 2,0 molarer NaCl-Lösung hervorgeht - zumindest die jüngeren Sproßteile der Tamarisken schon nach kurzer Einwirkungszeit ab.

Die in Meeresnähe an Zweigenden von Tamarisken (besonders aber auch an glykophytischen Holzgewächsen) häufig zu beobachtenden Schädigungen, die nicht von Überflutungen herrühren können, wie z.B. an den Spitzenteilen der Versuchsbüsche (vgl. Abb. 1) oder die Zweigenden der Tamarix-Bäume in Les S^{tes} Maries (Abb. 3), beruhen offensichtlich auf ungewöhnlich starken äußeren Salzeinwirkungen. Es ist zu vermuten, daß sich durch Salzbesprühungen und geeignete Luftfeuchtigkeitsverhältnisse auf den Sproßteilen hochkonzentrierte Salzlösungsfilme bilden, welche die Jungtriebe bzw. auch die jüngeren Zweigabschnitte - wie zuvor beschrieben - in einem besonders empfindlichen Entwicklungsstadium genau so schädigen wie eine

Submersion in eine starke NaCl-Lösung. Es konnte beobachtet werden, daß die Jungtriebe zu einem späteren Zeitpunkt, zu dem sie bereits einige Zentimeter lang waren und wahrscheinlich schon selber Salz ausschieden, durch erhebliche Chloridmengen auf ihren Oberflächen ungeschädigt blieben.

B. Das Eindringen der Cl`-Ionen in die Zweige und das Ausmaß ihrer Schädigungen

In den bisher beschriebenen Untersuchungen wurde festgestellt, daß an Zweigen, die mit Chloridlösungen behandelt worden waren, mehr oder weniger starke Schädigungen auftraten. Prüfte man durch TlCl-Fällung den Cl`-Gehalt der Gewebe im Schädigungsbereich, so stellte sich erwartungsgemäß heraus, daß deren Zellen im Gegensatz zu denen unbehandelter Zweige große Mengen an Cl`-Ionen enthielten. Die aufgetretenen Schädigungen waren somit offensichtlich auf das eingedrungene Salz zurückzuführen. Auf welchem Wege aber die Chloridlösungen von außen in unbelaubte, bei vielen Arten durch starke Abschlußgewebe geschützte Zweige gelangen und in welchem Ausmaß sie die verschiedenen Gewebe schädigen, blieb bisher unbestimmt und soll in diesem Abschnitt der Arbeit untersucht werden. Es war dafür erforderlich, die Wechselbeziehungen zwischen der Konzentrationsstärke einwirkender Chloridlösungen, der Einwirkungsdauer, der Ausbildung der Abschlußgewebe, dem Cl`-Gehalt der Gewebe und dem Ausmaß der Schädigungen zu klären.

1. Das Eindringen der Cl`-Ionen in Abhängigkeit von der Ausbildung der Abschlußgewebe und von der Einwirkungsdauer

Die Zweige vieler sommergrüner Holzgewächse unterscheiden sich sehr stark im Aufbau des Abschlußgewebes ihrer Rinden und in der Ausbildung ihrer Knospen voneinander. Es bestehen also recht verschiedene Voraussetzungen für das Eindringen der schädigenden Cl`-Ionen nach bestimmter Einwirkungszeit auf die Oberflächen der Zweige. Es mußte deshalb untersucht werden, wie sich derartige Unterschiede auf den Verlauf und das Ausmaß der Schädigungen in den einzelnen Sproßteilen auswirken, welchen Schutz ihnen ihre Abschlußgewebe bieten und welche Bereiche für die Cl`-Ionen am durchlässigsten sind. Zu diesem

Zweck wurden nach der auf Seite 7 unter 3. beschriebenen Methode eine große Anzahl von Probezweigen verschiedenartiger Versuchspflanzen behandelt. Die Ergebnisse sollen am Beispiel zweier Arten mit sehr unterschiedlich ausgebildeten Abschlußgeweben besprochen werden.

C o r n u s s a n g u i n e a ist ein Beispiel für Arten, deren Zweige meist zwei bis drei Jahre lang eine lebende Epidermis aufweisen und bei denen der Vegetationspunkt in den Knospen nur von lebenden Blattanlagen umhüllt ist.

F a g u s s i l v a t i c a dagegen besitzt - wie auch viele andere Arten - Zweige, deren Rindenparenchym durch eine starke Peridermis und deren Vegetationspunkte in den Knospen nicht nur durch lebende Blattanlagen, sondern auch durch Knospenschuppen geschützt werden.

In den Geweben der unbehandelten Zweige dieser beiden Arten ließen sich durch Tl_2SO_4-Behandlungen keine Cl^--Ionen nachweisen. Nach eintägigem Aufenthalt in 2,0 molarer NaCl- (bzw. 0,5 molarer $FeCl_3.6\ H_2O$-) Lösung zeigten sich bei den C o r n u s-Zweigenden in den Geweben um die Knospen herum bereits erste Verfärbungen, die nach zweitägigem Eintauchen deutlicher in Erscheinung traten und sich auf größere Bereiche ausgedehnt hatten. In den Knospen und Achsengeweben der verfärbten Zonen um die Knospen befanden sich - wie anhand von TlCl-Fällungen zu sehen war - große Mengen an Cl^--Ionen. In den Achsen zwischen diesen Verfärbungszonen waren nur im Xylem Chloridionen zu finden. Die übrigen Gewebe und auch die Epidermis dieser Zweigteile enthielten keine mit gesättigter Tl_2SO_4-Lösung fällbare Cl^--Ionen.

Im Gegensatz zu den behandelten Cornus-Zweigen wiesen F a g u s-Zweige, die für ein oder mehrere Tage in die Chloridlösungen getaucht worden waren, noch keine Verfärbungen und auch keine Cl^--Ionen in den Geweben auf, weder in den Achsengeweben, noch in den lebenden Teilen der Knospen. Lediglich in die toten Knospenschuppen waren Chloridionen eingedrungen, und zwar nach zweitägiger Einwirkungszeit stärker als nach eintägigem Eintauchen. Offenbar gelangte das Salz durch die äußeren Flächen der Knospenschuppen, die nicht von anderen überdeckt waren, zunächst in die toten, verholzten Zellen und

drang mit zunehmender Einwirkungsdauer allmählich bis zu den Knospenschuppenansätzen vor. In welchem Maße das Eindringen der Salze von Quellungserscheinungen der verholzten Zellwände abhing, konnte nicht geprüft werden. Nach mehrtägigem Aufenthalt in den Cl^--haltigen Lösungen befanden sich dann auch in den Geweben der Knospenansätze mit Tl_2SO_4 nachweisbare Cl^--Ionen. In diesen Gewebebereichen setzten (wie bei den Cornus-Zweigen) infolge von Desorganisation in den Zellen (z.B. durch Zerstörung der Chloroplasten) Verfärbungen ein, deren Grenzen innerhalb der Gewebe auch die Grenzen hohen Cl^--Gehaltes erkennbar machten.

In den Zellen mit hohem Cl^--Gehalt fand nach TTC-Einwirkung keine Formazan-Rötung mehr statt, d.h. die Zellen waren völlig abgestorben. In den Sproßteilen, in deren Zellen das farblose TTC durch Enzymaktivität zu rotem Formazan umgewandelt wurde, ließen sich keine Cl^--Ionen nachweisen, auch schon vor der TTC-Behandlung nicht. Die schärfste Grenze zwischen lebenden und abgestorbenen Zonen innerhalb der Achsengewebe befand sich im Rindenparenchym. Zwischen total abgestorbenen Zellen, die sehr viele Cl^--Ionen enthielten, und normal lebenden, stark geröteten Gewebebereichen ohne nachweisbare Cl^--Ionen lagen meist nur wenige Zellen, die geringere Cl^--Mengen und eine schwächere Formazan-Rötung aufwiesen. Wie deutlich die Grenzen zwischen lebenden und abgestorbenen Geweben ausgeprägt sein können zeigt Abb. 4, die nach Längsteilung eines fünf Tage lang in 2,0 molare NaCl-Lösung getauchten Buchenzweiges entstand. Die auf diesem Foto hell erscheinenden Zonen in den Achsengeweben sind die abgestorbenen Gewebebereiche mit hohem Cl^--Gehalt.

Es konnte hin und wieder beobachtet werden, daß die Spitzen der jungen Blattanlagen in den Buchenknospen nach Einwirkung des TTC's z.T. noch Formazan-Rötungen zeigten, während alle übrigen Knospenteile bereits infolge zu hohen Cl^--Gehaltes abgestorben waren. Dieser Befund spricht dafür, daß die in die Knospenschuppen eingedrungenen Cl^--Ionen durch deren Ansätze - sozusagen von unten her - in die inneren Knospenteile gelangten und den Vegetationspunkt und die Blattanlagen von unten her schädigten.

Abb. 4 Fagus silvatica - Zweigende

nach 5-tägigem Aufenthalt
in 2,0 mol. N a C l - Lösung
und anschließender Längsteilung.

Markierte Zweigabschnitte: abgestorbene
Gewebebereiche

Nach einer von Art zu Art unterschiedlich langen Einwirkungsdauer bildeten sich bei allen untersuchten Zweigenden um die Knospen herum Cl^--haltige Zonen, die in den Achsengeweben immer gleich weit nach oben (zur Zweigspitze) und unten reichten. Aus dem Fehlen einer bevorzugten Richtung des Eindringens in der Längserstreckung der Zweige war zu schließen, daß während der winterlichen Ruheperiode in den Geweben kein oder nur ein geringfügiger aktiver Transport der Cl^--Ionen erfolgte, sondern daß die Chloridionen nur aufgrund von Diffusionsvorgängen in die Gewebe gelangten. Durch Versuche mit Zweigen, die auf entsprechende Weise wie oben, aber in einer beleuchtbaren Heiz-Künltruhe bei $+1^{\circ}C$ behandelt wurden, so daß die Stoffwechselaktivität ihrer Zellen mit Sicherheit sehr stark eingeschränkt war, bestätigte sich dieses. Das Eindringen der Cl^--Ionen aus den hochkonzentrierten Chloridlösungen in die Zweige war entsprechend ihrer verminderten Kinetik bei herabgesetzter Temperatur ein wenig verlangsamt, führte aber in den Zweigen zu gleichen Ergebnissen.

An den behandelten Zweigen fiel immer wieder auf, daß um die einzelnen Knospen herum unterschiedlich große Schädigungszonen auftraten, wie aus der Abb. 4 ersichtlich ist.[x)] Von der Spitzenknospe her waren weitreichendere Schädigungen erfolgt als von der zweiten Knospe aus, hier hatte sich eine größere Schädigungszone gebildet als um die dritte Knospe usw. Die Zweige wurden also entsprechend der Durchlässigkeit ihrer Gewebe für Cl^--Ionen immer in den Spitzenteilen stärker geschädigt als in den tieferen Bereichen.

Es sei hier jedoch vermerkt, daß z.B. in die Zweige von P a r t h e n o c i s s u s quinquefolia selbst nach 5-tägigem Eintauchen in die starken Chloridlösungen noch keine Cl^--Ionen eindringen konnten und die Zweige folglich ungeschädigt blieben. - Diese Tatsache bestätigte die Ergebnisse der Chloridbehandlungen im Forstbotanischen Garten, wonach die Probezweige von Parthenocissus quinquefolia wesentlich resistenter sind gegen äußere Chlorideinwirkungen als die von Cornus sanguinea oder Fagus silvatica.

---

x) Unterschiedlich große Schädigungszonen um die Knospen eines Zweigendes bildeten sich unabhängig davon, wie tief die Probezweige unter die Oberfläche der Chloridlösung getaucht worden waren. Sie sind also keine Folge unterschiedlich hydrostatischen Druckes.

2. Cl`-Gehalt und Schädigungsausmaß der Probezweige in Abhängigkeit von der Ausbildung der Abschlußgewebe und von der Konzentration einwirkender Chloridlösungen

Aus den bereits in Kapitel A 2a) beschriebenen Versuchsergebnissen ist deutlich geworden, daß die Schädigung - wie sie sich nach dem allgemeinen Blattaustrieb an behandelten Buchen- und Eichen-Zweigen zeigte - mit der Konzentration der Chloridlösungen zunahm, die während der winterlichen Ruheperiode auf die äußeren Sproßteile eingewirkt hatten. An dieser Stelle sei ergänzend angeführt, daß die Schädigungen je nach der Stärke der aufgebrachten Chloridlösungen von der Zweigspitze aus verschieden weit reichten. Die in Tab. 10 dargestellten Ergebnisse geben ein Beispiel dafür.

molare NaCl-Lsg.	Knospe				
	Spitzen-	2.	3.	4.	5.
4,0	+	+	+	+	+
2,0	+	+	+	(0)	(0)
1,0	+	0	0	0	0

Tab. 10 Schädigung der Knospen einjähriger Zweige von Fagus silvatica während der Winterruhe durch einmalige Benetzung mit verschieden konzentrierten NaCl-Lösungen.

\+ = Knospen völlig abgestorben
(0) = gehemmt austreibend, danach absterbend
0 = ungeschädigt

Sämtliche Knospen eines mit 4,0 molarer NaCl-Lösung benetzten Probezweiges vermochten im Frühjahr nicht mehr auszutreiben. Nach Behandlung mit 2,0 molarer NaCl-Lösung trieben jedoch noch die unteren Knospen des Zweigendes aus. Die jungen Blättchen waren aber in ihrer Entwicklung sehr stark gehemmt und starben bald ab. Die Chloridmenge, die durch die einmalige Benetzung mit 1,0 molarer NaCl-Lösung auf die äußeren Sproßteile des Zweiges gelangt war, beeinflußte nur dessen Spitzenknospe so stark, daß sie abstarb. Aus den übrigen Knospen entfalteten sich normal entwickelte Blätter. (Vergl. Abb. 5, 6 und 7).

Wurden mit abgestuften Chloridlösungen benetzte Probezweige vor dem Blattaustrieb auf ihren Cl`-Gehalt und ihren Lebenszustand hin untersucht (TlCl-Fällung, TTC-Behandlung), so stellte sich auch in diesen Fällen heraus, daß - entsprechend der Abb. 4 sowohl der Cl`-Gehalt als auch die Schädigungen in

Abb. 5

Abb. 6

Abb. 7

Abb. 5-7 Einjährige Fagus silvatica - Zweigenden

nach Behandlung mit 1,0 mol. NaCl-Lösung (Abb. 5)
" " " 2,0 mol. NaCl- " (Abb. 6)
" " " 4,0 mol. NaCl- " (Abb. 7)

den Achsengeweben der Zweigspitze hin allmählich zunahmen. Die jüngsten Sproßteile erwiesen sich immer als die Cl^--empfindlichsten.

Versuche, in denen nur bestimmte äußere Sproßteile durch Bepinselung mit unterschiedlich starken Chloridlösungen benetzt wurden, sollten zeigen, in welchem Maße ihre Durchlässigkeit für Cl^--Ionen von der Konzentration der einwirkenden Chloridlösung abhängt.

Wurden lediglich die Knospen der Probezweige mit den entsprechenden NaCl-Lösungen und zeitlich parallel zu den vorigen Versuchen behandelt, so waren nach dem allgemeinen Blattaustrieb im Frühjahr an den Probezweigen der Buchen die gleichen Schädigungen festzustellen wie in Tab. 10 aufgeführt werden.

Beschränkten sich die Chlorideinwirkungen auf die Rinde zwischen den Knospen des letztjährigen Jungtriebs, so wurden die Buchenzweige nicht ganz so stark geschädigt wie nach den Knospenbehandlungen.

Ein in dieser Weise mit 4,0 molarer NaCl-Lösung behandelter Zweig wies wiederum die stärksten Schädigungen auf. Die Knospen waren bis auf die unterste abgestorben. Die Benetzung der äußeren Rindenteile mit 2,0 molarer NaCl-Lösung führte dazu, daß nur die Spitzenknospe und die darauffolgende, zweite Knospe nicht mehr austrieben. Nach Behandlung mit 1,0 molarer NaCl-Lösung dagegen waren zunächst keine Schäden feststellbar. Alle Knospen trieben aus. Die Blätter der Spitzenknospe wurden jedoch nach kurzer Zeit gelblich.

Da bei der Behandlung darauf geachtet wurde, daß die Lösungen nicht von den Internodien zu den Knospen hin ablaufen konnten, war es offensichtlich, daß nicht nur die Knospen das Chlorid eindringen lassen, sondern auch die Rindenteile. Wie schon in den oben erwähnten Untersuchungen nach Abstufung der Einwirkungsdauer festgestellt wurde, konnten die Cl^--Ionen durch die Knospen jedoch in bedeutend stärkerem Maße eindringen als durch die benachbarten Rindenteile. Ähnlich wie die Knospen waren die Rindenoberflächen zwischen den Knospen mit zunehmender Entfernung von der Zweigspitze Cl^--undurchlässiger.

Zur Klärung der Frage, ob auch stark ausgebildete Periderme, wie die der zweijährigen Zweigabschnitte von Buchen und Eichen, bei Einwirkungen hochkonzentrierter Lösungen noch Cl^--durchlässig sind, wurde die Rindenoberfläche solcher Zweigabschnitte mit 4,0 molarer NaCl-Lösung benetzt. Die Knospen und Seitentriebe der Probezweige blieben unbehandelt.

Wie auf Abb. 8, 9 und 10 zu sehen ist, starben die Knospen an den Enden der behandelten B u c h e n - Z w e i g e ab, während die übrigen Knospen der einjährigen Zweigabschnitte im Frühjahr normal entwickelte Blätter bildeten. Die Blätter eines der behandelten Probezweige bekamen jedoch schon bald nach dem Austrieb Nekroseränder, die in der Abb. 10 als nach oben gewellte, verfärbte Blattränder zu erkennen sind. Im Gegensatz zu den Blättern unbehandelter Zweige enthielten diese Blätter viele Cl^--Ionen. In den Blättern ohne Nekroseränder von anderen Probezweigen waren nur in den Mittelrippen Chloridionen nachweisbar. Die abgestorbenen Knospen sowie die Achsengewebe der Zweigenden zeigten einen hohen Cl^--Gehalt. Von den Achsengeweben im Bereich der ausgetriebenen Blätter enthielt nur das Phloem Cl^--Ionen. Im behandelten Abschnitt der Zweige ließen sich nur noch sehr geringe Cl^--Mengen nachweisen.

Die Behandlungen an den zweijährigen Teilen der E i c h e n - Z w e i g e führten zu entsprechenden Ergebnissen. Die unbehandelten einjährigen Teile der Probezweige starben ab. Die Abb. 11 läßt beispielsweise erkennen, daß eine am zweijährigen Zweigabschnitt sitzende unbehandelte Knospe durch die Chlorideinwirkungen auf die benachbarten Rindenteile so sehr beeinflußt wurde, daß sie viel später als die anderen, unbeeinflußten Knospen und dann nur mit einem außergewöhnlich kleinen Blättchen auszutreiben vermochte. An der Peridermis der benetzten Zweigteile traten infolge der langen Einwirkungszeit (Anfang Januar bis zum Frühjahr) und der hohen Konzentration des Salzes "Korrosionsschäden" auf, die sich als mehr oder weniger kreisförmige Aufbrüche in den äußeren Zellschichten zeigten und in Abb. 12 in Form heller Flecken zu erkennen sind.

Die Cl^--Ionen waren also selbst durch die Peridermen der zweijährigen Zweige gedrungen, wurden vermutlich nach Ende der Winterruhe zu den Zweigspitzen transportiert und reicherten sich dort in so starkem Maße an, daß die betroffenen Zellen abstarben. Mit der allmählichen Cl^--Anreicherung in Spitzennähe wurden die Gewebe von den Zweigenden her nach und nach geschädigt.

Faßt man die Ergebnisse zusammen, so kann gesagt werden, daß in die unbelaubten, unverletzten Zweige aller untersuchten

Abb. 8 Fagus silvatica - Zweig nach Behandlung seines zweijährigen Abschnittes mit 4,0 molarer N a C l - Lösung

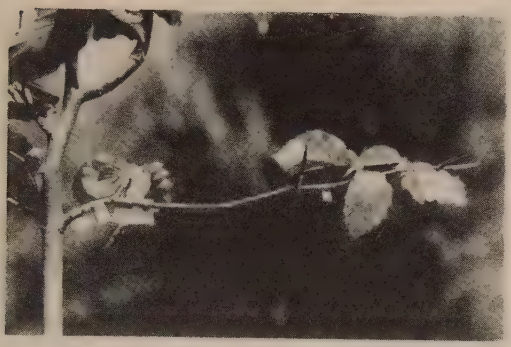


Abb. 9
Unbehandeltes Zweigende des Zweiges in Abb. 8

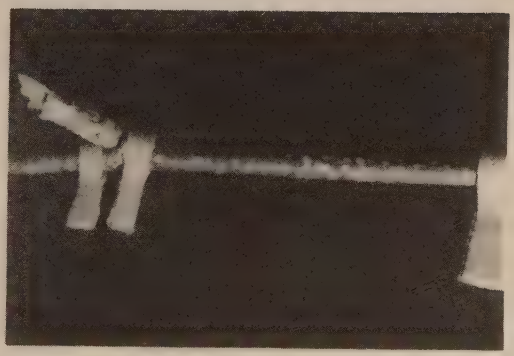
Abb. 10
Entsprechendes Fagus-Zweigende wie in Abb. 9

Blätter mit Nekroserändern

Abb. 11 Quercus robur - Zweig nach Behandlung seines zweijährigen Abschnittes mit 4,0 molarer N a C l - Lösung

Abb. 12

Korrosionsflecken an dem behandelten Zweigabschnitt des Zweiges in Abb. 11



sommergrünen Holzgewächse, auf deren Abschlußgeweben sich hochkonzentrierte Chloridlösungen befinden, die Cl^--Ionen dem Konzentrationsgefälle folgend je nach Art (vgl. nächstes Kapitel) in mehr oder weniger großer Menge in die lebenden Gewebe eindringen. Den geringsten Widerstand finden sie dabei in den jüngsten Knospen der Zweige, bei Verletzung der Sprosse selbstverständlich in den offenen Wundstellen. Mit zunehmender Entfernung von der Zweigspitze, d.h. mit zunehmendem Alter, erweisen sich die Knospen als widerstandsfähiger gegen die Einwirkungen der Cl^--Ionen. Entsprechend verhalten sich auch die Rinden der Internodien. Die Cl^--Ionen gelangen durch die Knospen leichter in die Achsengewebe als durch die benachbarten äußeren Rindenteile. - Viele der im Forstbotanischen Garten behandelten Probezweige zeigten ein ähnliches Schädigungsbild wie der L i g u s t e r - Z w e i g in Abb. 13. Die NaCl-Resistenz der Knospen nahm auch hier ganz offensichtlich mit zunehmendem Alter zu. Da an allen Knospen dieses Zweiges - im Gegensatz zu den Knospen der behandelten Buchen-Zweige - die Einwirkungen der Cl^--Ionen unmittelbar auf die lebenden Gewebe erfolgte und auch die Peridermis der Buchenrinde dem Eindringen der Cl^--Ionen erwartungsgemäß einen größeren Widerstand bieten müßte als die Epidermis der Rinde von Liguster-Zweigenden, ist es bemerkenswert, daß bei gleicher NaCl-Behandlung die Buchen-Zweige trotzdem im ganzen gesehen stärker geschädigt wurden als die Liguster-Zweige (vgl. Tab. 1) und daß nach dem Vitalitätstest mit TTC die Schädigungen in den Probezweigen beider Arten zur Spitze hin zunahmen. Hieraus läßt sich ersehen, daß die unterschiedlich starken Schädigungen - wie bei sehr vielen Holzgewächsen - hauptsächlich durch Unterschiede in der plasmatischen Resistenz bedingt sind. Es geht jedoch nicht eindeutig daraus hervor, wie sehr sich die verschieden alten Knospen oder Rindenteile eines Zweigendes in ihrer konstitutionellen Salzresistenz unterscheiden. Daß gegebenenfalls derartige Unterschiede von Art zu Art in gleichem Maße bestehen, ist sehr unwahrscheinlich. Es ist vielmehr anzunehmen, daß sich die verschieden alten Zweigteile in ihrer plasmatischen Resistenz unterscheiden (vgl. 2. Teil, Kap. II, 1d). - Die Wirksamkeit morphologisch-anatomischer Schutzvorrichtungen der oberirdischen Sproßorgane von Holzgewächsen hängt

Abb. 13

Ligustrum vulgare : Einjähriges Zweigende
nach Behandlung mit
23%-iger (4 mol.) NaCl-Lösung

sowohl von der Einwirkungsdauer als auch von der Konzentration der einwirkenden Chloridlösungen ab. Nach sehr langer (mehrwöchiger) Einwirkungszeit hoher Salzkonzentrationen werden auch starke äußere Schutzvorrichtungen, wie z.B. die Peridermis von Eichenzweigen, korrodiert.

C. Cl^--Gehalt und Schädigungsausmaß nach äußerer Chlorideinwirkung als Anzeichen für die Stärke der konstitutionellen und plasmatischen Chloridresistenz

Die Behandlungen im Forstbotanischen Garten hatten an den Probezweigen der verschiedenartigen Holzgewächse sehr deutlich unterschiedliche Schädigungen hervorgerufen. Die Zweige bestimmter Arten besaßen unter den gegebenen Bedingungen eine sehr große, andere eine sehr geringe Widerstandsfähigkeit gegenüber den Einwirkungen von NaCl- oder $CaCl_2$-Lösungen auf ihre Oberflächen. Die durch TlCl-Fällung nachweisbare Menge und die Verteilung der Cl^--Ionen in den Geweben der behandelten Sproßteile sowie deren durch TTC-Behandlung ermittelter Lebenszustand ließ Schlüsse darüber zu, ob eine hohe Widerstandsfähigkeit der Zweige gegenüber starken äußeren Chlorideinwirkungen auf ihre konstitutionelle oder auf ihre plasmatische Resistenz zurückzuführen ist. Beide Möglichkeiten traten auf. Die Untersuchungsergebnisse an Zweigen einiger Arten zweier Gattungen, die in Tab. 11 zusammengestellt wurden, sind beispielhaft hierfür.

Probezweige von einem Acer platanoides-Heister enthielten nach NaCl-Behandlung keine mit gesättigter Tl_2SO_4-Lösung nachweisbaren Cl^--Ionen und ließen deshalb auch nach TTC-Behandlung keine Schädigungen in ihren Geweben erkennen. Behandelte Zweige eines Elaeagnus commutata-Busches wiesen zwar einen hohen Cl^--Gehalt, aber keine Schädigungen auf. Die an diesem Versuchsexemplar belassenen Probezweige blieben - wie bei Acer platanoides - aber trotzdem weiterhin ungeschädigt. Hieraus ist zu entnehmen, daß die glattrindigen Probezweige von Acer platanoides weit besser gegen die Salzeinwirkungen von außen geschützt waren als die Elaeagnus commutata-Zweige, daß jene eine höhere konstitutionelle Salzresistenz besaßen als diese. Die Probezweige von Elaeagnus commutata überlebten die Chloridbehandlungen nur deshalb so gut, weil die Protoplasten

in allen Geweben gegen die Einwirkungen der Cl`-Ionen sehr widerstandsfähig waren, weil ihre plasmatische Cl`-Resistenz offenbar sehr groß war. Die Probezweige anderer Arten beider Gattungen besaßen vergleichsweise weder eine starke konstitutionelle, noch eine hohe plasmatische Chloridresistenz. Als Beispiel sind in Tab. 11 die Arten Acer spicatum und Elaeagnus umbellata angeführt, deren Probezweige sehr viele Cl`-Ionen enthielten und demzufolge bereits abgestorben waren. Die Arten Acer sieboldianum und Elaeagnus multiflora nehmen hinsichtlich der Cl`-Resistenz ihrer Zweige eine Zwischenstellung ein. Nur die Spitzenbereiche der Zweige erwiesen sich als besonders chloridempfindlich. Die hier eingedrungenen Chloridmengen reichten aus, um die Zweige von der Spitze her einige Zentimeter absterben zu lassen. - Möglicherweise besitzen die Sproßteile anderer Holzgewächse (z.B. Halophyten) nicht nur gute morphologisch-anatomische Schutzvorrichtungen, die verhindern, daß Cl`-Ionen an die lebenden Protoplasten gelangen, sondern gleichzeitig auch eine starke protoplasmatische Widerstandskraft gegen Cl`-Ionen.

	Cl`-Gehalt	Lebenszustand	Empfindlichkeits-stufe
ACER platanoides	überall: (kein) Chlorid	ungeschädigt	Ia
sieboldianum	Spitze-3cm: sehr viel Cl` darunter:wenig-kein Cl`	teilgeschädigt	IIb
spicatum	überall: [sehr viel] Cl`	totalgeschäd.	IIIb
ELAEAGNUS commutata	überall: (sehr viel) Cl`	ungeschädigt	Ia
multiflora	Spitze-3cm: sehr viel Cl` darunter:wenig-kein Cl`	teilgeschädigt	IIb
umbellata	überall: [sehr viel] Cl`	totalgeschäd.	IIIb

Tab. 11 Chloridgehalt und Schädigungsausmaß nach Benetzung der Zweige verschiedener Holzgewächse mit einer starken Chlorid-Lösung.

D. Wirksamkeit künstlicher äußerer Schutzvorrichtungen gegen das Eindringen von Chloriden

Da nur wenige Holzgewächse durch Chlorideinwirkungen auf ihre oberirdischen Sproßteile ungeschädigt blieben, sehr viele Arten aber infolge der durch die Abschlußgewebe eingedrungenen Cl`-Ionen starke Schädigungen erlitten, sollte im Hinblick auf die waldbauliche Praxis (Aufforstungen in Küstengebieten, Straßenbepflanzungen etc.) versucht werden, das Eindringen des Salzes auf künstliche Weise zu verhindern. Durch Eintauchen oder Besprühen der oberirdischen Teile mit Kunststoffemulsionen, die sich zu filmartigen Überzügen verdichten, ist es möglich, Bäume und Sträucher in ariden Gebieten vor übermäßiger Transpiration zu schützen. Auch in der Baumschulpraxis finden derartige Transpirationsschutzmittel Verwendung. In Anlehnung hieran war beabsichtigt, die Oberflächen der Zweige - zumindest für einige Zeit - vor dem Eindringen des Salzes durch Umhüllung mit einem Kunststoff- oder Öl-Film so abzudichten, daß die Lebensvorgänge in den einzelnen Sproßteilen möglichst unbeeinflußt bleiben, aber die Durchlässigkeit für die Cl`-Ionen ausgeschlossen oder wenigstens herabgesetzt wird. Es wurden folgende Versuche durchgeführt: Zweige von besonders NaCl-empfindlichen sommergrünen Arten (Fagus silvatica, Quercus robur, Cornus mas) wurden während der Wintermonate (bzw. noch vor dem Blattfall im Herbst) im Forstbotanischen Garten sowie im ungeheizten Gewächshaus in Kunststoffemulsionen bzw. in Pflanzenschutzöle kurzzeitig getaucht. Verwendet wurden 6 verschiedene Emulsionen in unterschiedlichen Konzentrationen und 14 verschiedene Öle (einschließlich zweier Teerprodukte). Die nach dem Eintauchen an den Zweigen verbliebenen Emulsionen verdichteten sich durch Kondensation oder Polymerisation bei Austrocknung an der Luft mehr oder weniger gut zu filmartigen Überzügen. Nach mehrtägiger Einwirkungszeit der an den Sproßteilen haftenden Öle bzw. nach Ausbildung der Kunststoffumhüllungen wurden die Probezweige - außer einigen Kontrollen - mit 2%-iger NaCl-Lösung benetzt. Gleichzeitig wurden Zweige zur Kontrolle nur mit der Salzlösung behandelt. Von den Probezweigen im Forstbotanischen Garten wurde ein Teil während der Winterzeit mittels Plastikfolienzelte vor Abwaschungen durch Niederschläge geschützt. Nach dem allgemeinen Blattaustrieb erfolgte die Ermittlung des Schädigungsausmaßes hinsichtlich

des Austriebsvermögens der Knospen, des Lebenszustandes der Sproßteile (TTC-Behandlung) und des Cl`-Gehaltes der Gewebe (TlCl-Fällung).

Die Ergebnisse aller Einzelversuche lassen sich zu der Feststellung zusammenfassen, daß sich keines der verwendeten Mittel für die Holzgewächse als wirksames Salzschutzmittel erwies. Die Kunststoffilme erhärteten nicht stark genug. Durch die Benetzung mit der Salzlösung oder sogar schon durch die Luftfeuchtigkeit wurden sie wieder so weit aufgeweicht, daß die Cl`-Ionen diese Hüllen durchdringen konnten und nach dem Eintritt in die lebenden Gewebe Schädigungen hervorriefen. Auch die Ölfilme auf den Probezweigen erwiesen sich als Cl`-durchlässig. Teilweise wurden die Probezweige schon allein durch die Einwirkungen der Schutzmittel geschädigt. Eine künstliche Verhütung der Salzschäden auch nur zur Überbrückung einer kurzen empfindlichen Phase der Bäume und Sträucher scheint also auf solche Weise nicht möglich zu sein.

2. Teil

Plasmatische Resistenz der Achsengewebe verschiedener Holzgewächse gegenüber Chlorideinwirkungen im jahreszeitlichen Entwicklungsablauf

Die stoffwechselphysiologischen Änderungen im jahreszeitlichen Entwicklungsablauf können Veränderungen im Resistenzverhalten pflanzlicher Plasmen bedingen, u.a. auch im Verhalten gegenüber den Einwirkungen von Salzen. Dies wiesen BIEBL (1950) sowie BIEBL und ROSSI-PILLHOFER (1955) durch Untersuchungen an Epidermisschnitten von Blütenpflanzen sowie an Moosblättchen und -stämmchen nach. Sie stellten fest, daß nur wenige Plasmen während eines ganzen Jahres "resistenzkonstant" waren gegenüber bestimmten chemischen Einflüssen.

Die Achsengewebe halophytischer oder auch glykophytischer Holzgewächse können z.B. in Küstennähe zu allen Jahreszeiten starken Chlorideinwirkungen ausgesetzt sein. Besonders groß ist die Gefahr jedoch in den Wintermonaten. Für das Überleben solcher Pflanzen ist es deshalb von großer Bedeutung, wie stark die plasmatische Widerstandskraft gegen Cl^--Ionen in ihren langlebigen Sproßteilen ist und ob bzw. in welchem Maße sie sich im Laufe der jahreszeitlichen Entwicklung ändert. Unter dieser ökologischen Fragestellung ist im 2. Teil der Arbeit ein Jahr lang die plasmatische Resistenz der Achsengewebe einer Reihe von Holzgewächsen gegenüber Chlorideinwirkungen untersucht worden. Die Ergebnisse sollen außerdem zeigen, wie sich verschiedene Typen, sommergrüne Halophyten und Glykophyten, in ihrer plasmatischen Chloridresistenz unterscheiden.

II. METHODIK

Anhand des im folgenden beschriebenen Gewebetestes wurde die protoplasmatische Resistenz gegen Salzeinwirkungen untersucht. Achsengewebe oberirdischer Sproßteile wurden unmittelbar dem Einfluß unterschiedlich stark konzentrierter Chloridlösungen ausgesetzt und nach einer gewissen Einwirkungszeit der Salze auf den Lebenszustand hin geprüft.

Als Chloride wurden NaCl und $CaCl_2 . 2H_2O$ verwendet. Das Lösungsmittel für diese Salze war eine nach SHIVE (1915) zusammengesetzte sog. Dreisalzlösung aus:[x)]

1,181 g/l $Ca(NO_3)_2 . 4H_2O$
0,493 g/l $MgSO_4 . 7H_2O$
0,272 g/l KH_2PO_4

Aus dieser Grundlösung wurden mit NaCl bzw. $CaCl_2$ folgende Konzentrationsreihen hergestellt:

(2,0); 1,5; 1,25; 1,0; 0,75; 0,5; 0,25; (0,125); 0,0 mol. NaCl
0,75; 0,6; 0,45; 0,3; 0,15; 0,0 mol. $CaCl_2$

Die jeweils unter den NaCl-Konzentrationsstufen stehenden $CaCl_2$-Konzentrationen sind ihnen etwa isotonisch. Von jeder Konzentrationsstufe wurden 100 ml in je eine Petrischale (12 cm Ø) gefüllt. Diese wurden so mit 1,5 cm langen, verschieden alten Zweigstücken einer Art beschickt, daß sofort eine allseitige Benetzung gewährleistet war und die Salzlösungen vor allem von den Schnittflächen her in die Gewebe hineindiffundieren konnten. Während der Einwirkungszeit des Salzes waren die Proben in einem Beleuchtungskasten parallel zum Tagesrhythmus einem 12-stündigen Hell-Dunkel-Wechsel ausgesetzt. Die Lichtintensität betrug 5000 Lux. Die Temperaturschwankungen bewegten sich entsprechend der Zimmertemperatur zwischen 18° und 26°C. Nach 7-tägigem Aufenthalt in den Salzlösungen wurden die Zweigstücke herausgenommen, abgespült und der Länge nach geteilt. Diese Einzelteile wurden einem TTC-Test unterzogen (vgl. S. 8). Durch die bei der Längsteilung neu entstandenen Schnittflächen der Zweigstückhälften konnte das gelöste TTC sofort in sämtliche Gewebe hineindiffundieren. Bei der Beurteilung des Lebenszustandes wurden alle Gewebebereiche der Probezweigstücke berücksichtigt, und zwar sowohl hinsichtlich

---

x) Alle verwendeten Chemikalien waren p.a.-Salze der Firma MERCK/Darmstadt.

des Ausmaßes als auch der Intensität der Formazan-Rötung. Diese Rötungen wurden mit denen der Gewebe nur TTC-behandelter Kontrollstücke verglichen und abschätzend bewertet. Die Bewertung erfolgte nicht allein aufgrund der makroskopisch sichtbaren Rötungen, sondern in erster Linie nach eingehender mikroskopischer Kontrolle einer Vielzahl von Handschnitten aus den verschiedensten Bereichen der Teilstücke. Die Achsengewebe wurden rein topographisch unterschieden in: Rindenparenchym - Phloem - Xylem. Die Erscheinungsbilder der Formazan-Rötungen wurden protokolliert und für jedes Zweigstück in eine von 9 Bewertungsstufen zusammengefaßt, die in Abb. 14 veranschaulicht sind. Die in Höhe einer jeweiligen Bewertungsstufe aufgeführten Quadrate stellen die im Laufe des Untersuchungsjahres aufgetretenen, verschiedenartigen Behandlungsergebnisse dar. Jede der drei nebeneinanderstehenden Säulen eines Quadrates verdeutlicht das Schädigungsausmaß bzw. den Lebenszustand eines der drei genannten Gewebekomplexe.

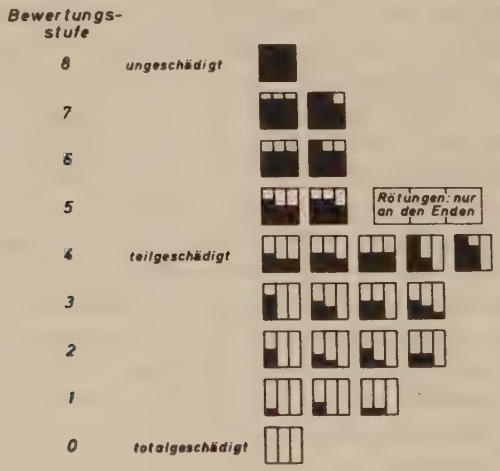


Abb. 14 Darstellung des Lebenszustandes (schwarz: Stärke der TTC-Rötung) bzw. des Ausmaßes der Schädigungen (weiß), die sich nach den Salzeinwirkungen im Gewebetest in den drei verschiedenen Gewebekomplexen gezeigt hatten und zu einer Bewertungsstufe zusammengefaßt wurden.

III. V E R S U C H E und E R G E B N I S S E

A. Plasmatische Resistenz der Achsengewebe halophytischer und glykophytischer Holzgewächse während der winterlichen Ruheperiode

Die Ergebnisse der Salzbehandlungen im 1. Teil der Arbeit zeigten, daß sich die verschiedenartigen Holzgewächse z.T. sehr stark in der Resistenz gegenüber Chlorideinwirkungen unterscheiden. Es konnte jedoch nicht immer eindeutig ermittelt werden, ob die Unterschiede zwischen den einzelnen Arten in ihrer plasmatischen oder nur in ihrer konstitutionellen Salzresistenz bestanden. Aufgrund von Versuchen an Blattgeweben stellte ILJIN (1932) fest, daß die plasmatische Salzresistenz der Halophyten wesentlich höher ist als die der Glykophyten. REPP (1958) fand selbst unter den Halophyten eine Abstufung der plasmatischen Resistenz, nachdem sie Epidermisflachschnitte von diesen Pflanzen bestimmten Salzeinwirkungen ausgesetzt hatte. Auch aus den Versuchsergebnissen von MONK und WIEBE (1961), die ähnliche Gewebeschnitte von krautigen und holzigen Halophyten sowie Glykophyten auf die plasmatische Chloridresistenz hin untersucht hatten, geht hervor, daß von Art zu Art Unterschiede in der plasmatischen Widerstandsfähigkeit gegen Cl^--Ionen bestehen.

Es blieb die Frage offen, welche Stärke die plasmatische Resistenz der gesamten Achsengewebe den unmittelbaren Chlorideinwirkungen des Gewebetestes gegenüber besitzt, nachdem die Zweige bereits eine sehr unterschiedliche Resistenz gegenüber äußeren Benetzungen mit Chloridlösungen gezeigt hatten. Deshalb wurde an gleichaltrigen Zweigstücken einer Reihe von halophytischen und glykophytischen Arten, an denen im Forstbotanischen Garten von Hannoversch Münden die Salzresistenz gegen äußerliche Einwirkung geprüft worden war, während der winterlichen Ruheperiode mittels des Gewebetestes auch die plasmatische NaCl-Resistenz ihrer Achsengewebe bestimmt. In Tab. 12 sind die Ergebnisse einiger Versuchsserien zusammengestellt. Die in Höhe der NaCl-Konzentrationen stehenden Zahlen stellen die ermittelten Bewertungsstufen (vgl. S. 44) dar und geben die plasmatische Resistenz an. Zum Vergleich sind die nach den Behandlungen im Forstbotanischen Garten

festgestellten Empfindlichkeitsstufen der untersuchten Arten angeführt.

molare NaCl-Lsg.	1. Tam. tetr.	2. Lyc. chin.	3. Hali. halo.	4. Elae. ang.	5. Hipp. rham.	6. Crat. sang.	7. Corn. alba	8. Elae. p. s.	9. Prun. avi.
2,0	5	4	0	0	0	0	0	0	0
1,5	6	5	6	0	0	0	0	0	0
1,25	8	7	6	3	3	0	0	0	0
1,0	8	8	8	6	4	3	0	0	0
0,75	8	8	8	8	7	7	4	5	0
0,5	8	8	8	8	8	8	8	5	2
0,25	8	8	8	8	8	8	8	8	4
0,0	8	8	8	8	8	8	8	8	8

	NaCl-Empfindlichkeitsstufe
1. Tamarix tetrandra	
2. Lycium chinense	Ib.
3. Halimodendron halodendron	Ib.
4. Elaeagnus angustifolia	Ib.
5. Hippophaë rhamnoides	IIa.
6. Crataegus sanguinea	IIIa.
7. Cornus alba	IIIa.
8. Elaeagnus pungens var. simoni	IIIb.
9. Prunus avium	IIb.

Tab. 12 Plasmatische NaCl-Resistenz der Achsengewebe verschiedenartiger Holzgewächse des Forstbot.Gartens und die Empfindlichkeit unverletzter Zweige derselben Pflanzen gegenüber Benetzungen mit starker NaCl-Lösung.

(Bewertungsstufe 0 bis 8 : vgl. S. 44)
(Empfindlichkeitsstufe I, II, III : vgl. S. 11 ff)

Der Tab. 12 ist zu entnehmen, daß die plasmatische NaCl-Resistenz der Achsengewebe in ein und demselben Entwicklungsstadium der Pflanzen von Art zu Art verschieden ist. Bei den Halophyten (Tamarix tetrandra und Halimodendron halodendron)

ist die plasmatische Salzresistenz erheblich höher als bei den rein glykophytischen Arten Cornus alba oder Prunus avium. Es ist bemerkenswert, daß dieser Unterschied besteht, obwohl die Salzpflanzen seit Jahren an einem glykischen Standort wuchsen und keine mit Thalliumsulfat nachweisbare Chloridmengen in ihren Geweben enthielten. Hieraus wird besonders deutlich, daß die plasmatische Salzresistenz einer Pflanze in sehr starkem Maße von der genetisch festgelegten Potenz abhängig ist. Selbst innerhalb einer Gattung kann die plasmatische Widerstandsfähigkeit gegen Salzeinwirkungen sehr verschieden sein. Während die Achsengewebe der sommergrünen Elaeagnus angustifolia nur durch die höchsten NaCl-Konzentrationen geschädigt wurden, traten in den entsprechenden Zweigstücken der sommergrünen Elaeagnus pungens var. simoni sogar schon durch die Einwirkungen mittelstarker Chloridkonzentrationen starke Schädigungen auf.

Vergleicht man die Ergebnisse des Gewebetestes mit denen der Behandlungen im Freiland, so ist an den behandelten Zweigstücken eine ähnliche artmäßige Abstufung der NaCl-Empfindlichkeit zu erkennen wie nach der Benetzung ganzer Zweige. Nur wenige Arten machten unter den gegebenen Versuchsbedingungen eine Ausnahme (in Tab. 12 Prunus avium). Die Resistenz der Probezweige gegenüber den äußeren Chlorideinwirkungen (1. Teil der Arbeit) wurde also offensichtlich in den meisten Fällen durch die Stärke der plasmatischen Widerstandskraft ihrer Gewebe bestimmt. Es kam jedoch bei einigen Holzgewächsen vor, daß die konstitutionelle Salzresistenz der Probezweige für ihr Überleben von größerer Bedeutung war als die plasmatische Resistenz (wie z.B. bei Prunus avium).

B. Die plasmatische Resistenz der Achsengewebe einiger g l y k o p h y t i s c h e r Holzgewächse im jahreszeitlichen Entwicklungsablauf

An glykophytischen Holzgewächsen erfolgten eingehende Untersuchungen, wie sich die Achsengewebe im Laufe eines Jahres hinsichtlich ihrer plasmatischen Resistenz gegenüber Chlorideinwirkungen verhalten. Es wurden drei verschiedene Arten, Gemeine Heckenkirsche (Lonicera xylosteum), Roter Hartriegel (Cornus sanguinea) und Rotbuche (Fagus silvatica), ausgewählt,

um artspezifische Resistenzunterschiede zu erfassen. Von folgenden unterschiedlichen Standorten wurden Versuchspflanzen untersucht.

1. Lonicera xylosteum : a) Muschelkalk
   b) Botanischer Garten
2. Cornus sanguinea : a) Muschelkalk
   b) Botanischer Garten
   c) Buntsandstein
3. Fagus silvatica : a) Muschelkalk
   b) Buntsandstein

Die Exemplare auf Muschelkalk und Buntsandstein wuchsen in ca. 1 km Entfernung voneinander auf zwei dem Ostrand des Sollings (Weserbergland) vorgelagerten Bergen (210 m üb. N.N.), auf Muschelkalk in Südexposition und auf Buntsandstein in Westexposition. Die beiden Buchen standen jeweils in flachgründigen Böden am Waldrand. In geringer Entfernung davon bildeten der Hartriegelbusch und der Heckenkirschenstrauch auf Muschelkalk zusammen mit Schlehen, Feldahorn und Haselnußsträuchern eine Hecke. Der Hartriegelversuchsbusch auf Buntsandstein wuchs neben Schlehen und Hundsrosen am Waldsaum in der Nähe der untersuchten Buche. Von der Heckenkirsche und dem Hartriegel stand jeweils ein Versuchsbusch im Forstbotanischen Garten von Hannoversch Münden, ca. 50 km von den übrigen Exemplaren entfernt. - Aus der Tatsache, daß die Exemplare einer Art auf verschiedenen Böden wuchsen, läßt sich vermuten, daß sie hinsichtlich ihres Ionenhaushaltes unterschiedlich disponiert waren für NaCl- bzw. $CaCl_2$-Einwirkungen. Da genetische Unterschiede nicht auszuschließen waren, konnte in Ermangelung geeigneter Klonpflanzen jedoch nur versucht werden, den Einfluß derartiger Standortseigenschaften auf das Resistenzverhalten anhand gleichsinniger Untersuchungsergebnisse von mehreren Arten zu entnehmen. Von jeder Versuchspflanze wurden in meist wöchentlichem Abstand während eines Jahres Probezweige geholt, die nach Möglichkeit immer von einer Inserierungshöhe am Hauptsproß stammten. Durch Anfeuchten der Schnittflächen und Transport in geeigneten Plastikbeuteln wurde dafür gesorgt, daß sie bis zur Verarbeitung keine merkliche Änderung in ihrem Wassergehalt erfuhren. Um die Salzresistenz in Abhängigkeit vom Alter der Achsengewebe bestimmen zu können, mußten die Probezweige eindeutig in "diesjährig", "einjährig" und "zwei- (oder mehr-) jährig" unterscheidbare Sproßabschnitte aufwei-

sen. Die zwischen den Knospen bzw. Seitentrieben gelegenen Teile der verschieden alten Zweigabschnitte wurden in ca. 1,5 cm lange Stücke zerteilt und in die mit den Salzlösungen gefüllten Petrischalen gelegt. Die Bestimmung der Resistenz ihrer Achsengewebe erfolgte wie in der Methodik beschrieben.

1. Plasmatische N a C l -Resistenz

a) Beschreibung der E i n z e l e r g e b n i s s e am Beispiel einer Art (Lonicera xylosteum/Muschelkalk)[x)]

Am Beispiel der Versuchsergebnisse, die im Laufe eines Jahres an einjährigen Zweigteilen des auf Muschelkalk wachsenden Lonicera xylosteum-Busches ermittelt wurden, sollen die Werte einer Art im einzelnen aufgeführt, besprochen und ihre Zusammenfassung zu kurvenförmigen Darstellungen wie in Abb.16a und 16b gezeigt werden. Von dem Zeitpunkt der Bildung neuer Triebe ab (in der zweiten Hälfte des Monats Mai 1965) wurden die Lonicera-Jungtriebe des Vorjahres als "einjährige" Zweigabschnitte betrachtet. In der Abb. 15A wird das Resistenzverhalten dieser einjährigen Zweigteile zunächst durch 8 einzelne Kurven deutlich gemacht. Jede dieser Kurven charakterisiert über ein Jahr hin das Verhalten der Teilstücke gegenüber der Einwirkung einer bestimmten Salzkonzentration. Innerhalb der auf der Abszisse abgetragenen 12 Monate des Untersuchungsjahres 1965/66 befinden sich 45 verschiedene Untersuchungszeitpunkte. Die Ordinate ist in Abschnitte eingeteilt, die den auf Seite 44 angeführten 9 Bewertungsstufen entsprechen. In Verbindung mit den in Abb. 14 für eine jeweilige Bewertungsstufe dargestellten Möglichkeiten des Schädigungsausmaßes ist aus den Streifendiagrammen unterhalb der einzelnen Kurven der relative Lebenszustand der drei Gewebekomplexe - Rindenparenchym, Phloem und Xylem - ersichtlich, wie er zu den einzelnen Untersuchungszeitpunkten festgestellt wurde.

Aus den Kurvenverläufen und den dazugehörigen Streifendiagrammen wird deutlich, daß sich im Laufe eines Jahres die Empfindlichkeit der Achsengewebe gegenüber den verschiedenen Salzkonzentrationen stark änderte. Allen Kurven ist gemeinsam, daß sie eine relativ hohe Resistenz während der Wintermonate und eine meist sehr niedrige während des Sommerhalbjahres erkennen lassen. Im einzelnen war die plasmatische Resistenz

---

x) Die Einzelwerte aller anderen Versuchsserien sind im Institut für Forstbotanik und Forstgenetik hinterlegt.

Abb. 15

A. Darstellung der im Laufe eines Jahres an einjährigen Zweigabschnitten des Lonicera xylosteum-Exemplars vom Muschelkalk im Gewebetest ermittelten Einzelergebnisse, die miteinander zu Kurven verbunden wurden, aus denen der Jahresverlauf der plasmatischen Resistenz der Achsengewebe gegenüber verschieden starken NaCl-Einwirkungen hervorgeht.

Unter den Einzelkurven:
Darstellung des relativen Lebenszustandes der drei verschiedenen Gewebekomplexe in Streifendiagrammen (vgl. Text).

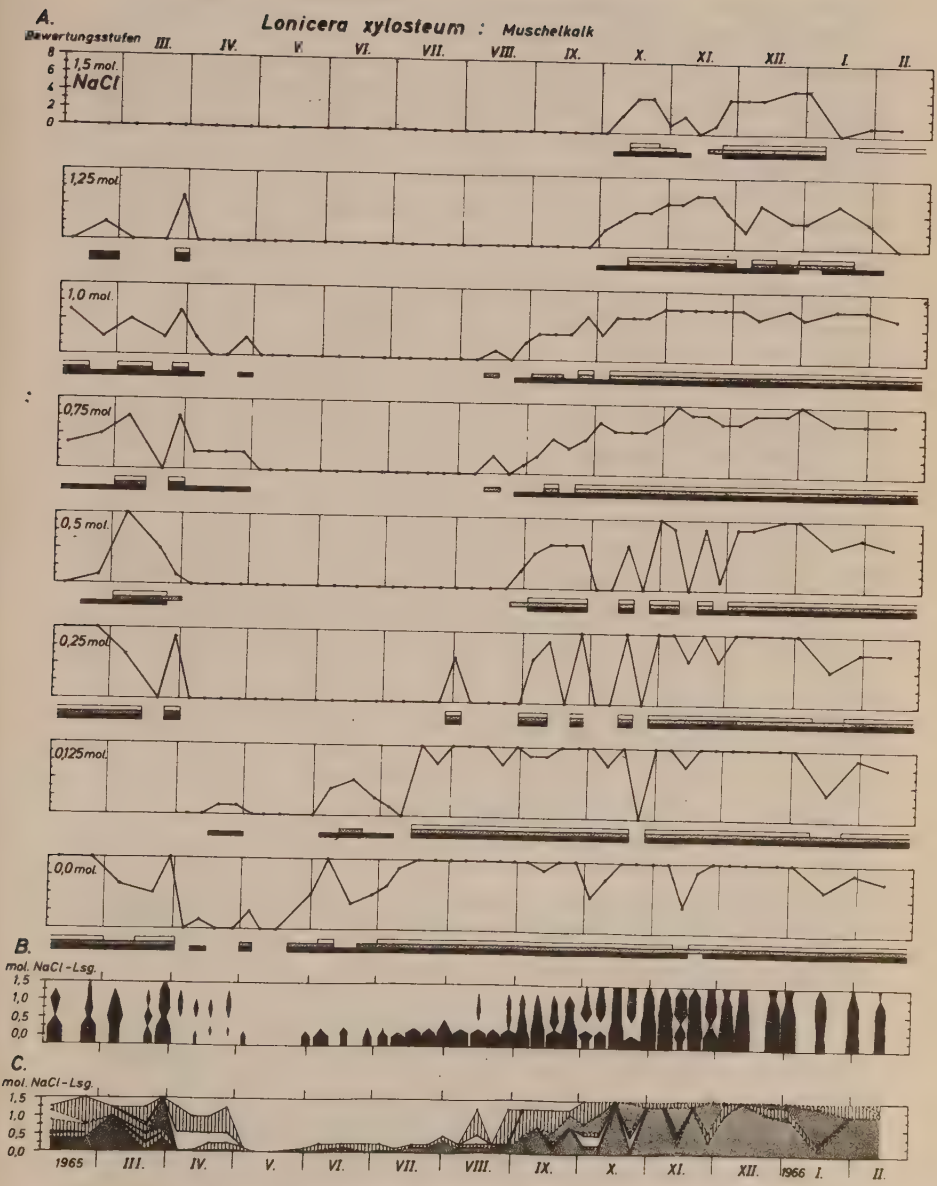
weiß : Rindenparenchym
hellgrau : Phloem
dunkelgrau : Xylem

B. Zusammenfassung dieser Einzelergebnisse in Säulendiagrammen (vgl. Text).

C. Darstellung drei verschiedener Bewertungsstufenbereiche des Überlebens der NaCl-Einwirkungen, aus denen der Jahresgang der plasmatischen NaCl-Resistenz einjähriger Achsengewebe von Lonicera xylosteum (Muschelkalk) ersichtlich ist.

grau : Bewertungsstufenbereich 8-4
senkrecht schraffiert : " 3-1
weiß : " 0

(8 - 4 : ungeschädigt - teilgeschädigt)
(0 : totalgeschädigt)


A.
Lonicera xylosteum : Muschelkalk
Bewertungsstufen
III.
IV.
V.
VI.
VII.
VIII.
IX.
X.
XI.
XII.
I.
II.
8
6
4
2
0
1,5 mol. NaCl
1,25 mol.
1,0 mol.
0,75 mol.
0,5 mol.
0,25 mol.
0,125 mol.
0,0 mol.
B.
mol. NaCl-Lsg.
1,5
1,0
0,5
0,0
C.
mol. NaCl-Lsg.
1,5
1,0
0,5
0,0
1965
III.
IV.
V.
VI.
VII.
VIII.
IX.
X.
XI.
XII.
1966
I.
II.

der Achsengewebe gegenüber den NaCl-Einwirkungen von Konzentration zu Konzentration verschieden.

Während es den Zweigteilen in den drei höchsten Konzentrationen (1,5; 1,25 und 1,0 mol. NaCl) nie möglich war, die Salzeinwirkungen ohne jeden Schaden zu überstehen, mehrten sich mit abnehmender Salzkonzentration die Zeitpunkte, zu denen die Probestücke trotz des Salzeinflußes völlig ungeschädigt geblieben waren. Die Anzahl der Zeitpunkte mit Totalschädigung der Zweigteile nahm jedoch nicht von der höchsten zur niedrigsten Salzkonzentration hin in zunehmendem Maße ab. Die Gewebe wurden in der 0,25 mol. und 0,5 mol. Lösung häufiger totalgeschädigt als in der 0,75 mol. bzw. 1,0 mol. NaCl-Lösung. In den Übergangszeiten zwischen der winterlichen und sommerlichen Entwicklungsphase, also während des Frühjahrs (März - April), besonders aber während des Herbstes (September - Oktober), wiesen die Teilstücke, die den beiden niedrigeren Salzkonzentrationen ausgesetzt waren, auffallend starke zeitliche Schwankungen in ihrer plasmatischen Salzresistenz auf. Die Gewebe waren entweder ungeschädigt bis wenig geschädigt oder aber totalgeschädigt. Im Gegensatz dazu stieg die Resistenz der Achsengewebe gegenüber den Einwirkungen der 0,75 mol. und 1,0 mol. NaCl-Lösung relativ gleichmäßig auf ein hohes Winterniveau an. Die Resistenzabnahme während des Frühjahres erstreckte sich in diesen Fällen über einen etwas längeren Zeitraum als nach den Einwirkungen der 0,25 mol. und 0,5 mol. NaCl-Lösung. Die plasmatische Resistenz der Achsengewebe gegenüber der 0,125 mol. Lösung war im Jahresverlauf - soweit untersucht - der Resistenz gegenüber der Shiveschen Dreisalzlösung (0,0 mol. NaCl) sehr ähnlich. Im Frühjahr, während des Austreibens der Blätter und der Entwicklung von Jungtrieben (April und Mai), war die Resistenz der untersuchten Zweige so gering, daß sie nicht einmal mehr den 7-tägigen Aufenthalt in der Dreisalzlösung überlebten. In den übrigen Jahreszeiten dagegen blieben die Teilstücke hier meist völlig ungeschädigt. Setzt man die phänologisch sichtbaren Veränderungen an den Sprossen (Treiben der Knospen, Laubentfaltung, Ausbildung von Jungtrieben, beginnende Laubverfärbung, Laubabwurf) zeitlich in Beziehung zu dem Auftreten der Schädigungen durch die Dreisalzlösung, so läßt sich vermuten, daß diese Schädigungen zu Zeiten besonderer stoffwechselphysiologischer Aktivität der Gewebe erfolgten. -

Das Absterben bestimmter Gewebe oder sogar ganzer Teilstücke durch die Shivesche Lösung trat nicht nur an den Probezweigstücken von Lonicera xylosteum, sondern auch an dem Zweigmaterial der anderen untersuchten Arten ein.

In verschiedenartigen Z u s a t z v e r s u c h e n ist den Ursachen der Schädigungen nachgegangen worden, die zu bestimmten jahreszeitlichen Entwicklungsstadien nach 7-tägigem Aufenthalt in der Shiveschen Dreisalzlösung an den Probezweigstücken auftraten. Es war naheliegend, den Grund für das Absterben in der Behinderung eines zu den Zeitpunkten eventuell verstärkten Gasstoffwechsels der Zweigstücke zu suchen, da sie 7 Tage lang in der Lösung untergetaucht waren. Parallelversuche, in denen Zweigstücke nur auf Filtrierpapiere gelegt wurden, die mit Shivescher Lösung und auch mit verschieden

konzentrierten Chloridlösungen getränkt waren, führten jedoch zu der Feststellung, daß eine 7-tägige Submersion der Zweigstücke nicht der Grund des Absterbens gewesen sein konnte. Teilstücke, die auf mit Leitungswasser angefeuchteten Filtrierpapieren gelegen hatten oder auch 7 Tage lang in Leitungswasser untergetaucht waren, blieben im Gegensatz zu den Parallelen in Shivescher Lösung völlig ungeschädigt. Damit war erwiesen, daß weder die Submersion noch die Schnittverletzungen der Gewebe die Ursachen für die Schädigungen gewesen waren. - Da sich das Leitungswasser im Gegensatz zu 10 geprüften Lösungen mit jeweils anderen Ionenkombinationen als besonders günstig für das Überleben der Zweigstücke erwiesen hatte (entsprechender Befund schon bei ILJIN 1935), wurde das Verhalten von Probeteilstücken der drei verschiedenen Arten gegenüber Leitungswasser von Mitte Juli 1965 bis zum Abschluß der Reihenuntersuchungen im Februar 1966 regelmäßig mitverfolgt. Dabei stellte sich heraus, daß auch das Leitungswasser nicht zu allen Zeitpunkten für derartige Versuche das geeignetste Lösungsmittel war. Die Zweigstücke wurden mitunter durch das Leitungswasser wesentlich stärker geschädigt als durch die Shivesche Dreisalzlösung. - Auch durch KH_2PO_4 und Na_2HPO_4 gepufferte Shivesche Lösungen und reine Phosphatpufferlösungen, die jeweils auf verschiedene p_H-Werte eingestellt waren, erwiesen sich als ungeeignet. Die Ermittlung der p_H-Werte bei den verschiedenen Lösungen vor Beginn und nach Abschluß jeder Versuchsserie sowie die Prüfung des p_H-Wert-Einflusses auf den Schädigungsgrad der Zweigstücke durch Versuche mit unterschiedlicher Teilstückanzahl pro 100 ml Lösungsmenge führten ebenfalls zu keiner Klärung der Absterbeursache. - Die Gründe für die Schädigungen nach Einwirkung der Shiveschen Dreisalzlösung scheinen komplexer Natur zu sein, so daß sie durch stichprobenhafte Untersuchungen nicht ermittelt werden konnten.

Aus den Ergebnissen dieser Versuche läßt sich folgern, daß die plasmatische Salzresistenz der untersuchten Zweige in bestimmten jahreszeitlichen Entwicklungsstadien so geartet ist, daß selbst die Ionenzusammensetzung der Dreisalzlösung in den Geweben Schädigungen hervorruft, daß aber bisher noch kein anderes Lösungsmittel für die Chloride gefunden werden konnte, in dem die Probezweigstücke zu allen Jahreszeiten ungeschädigt blieben. Die vielseitig ineinandergreifenden Stoffwechselvorgänge und die erhöhte Stoffwechselaktivität während des Austriebs im Frühjahr sind verbunden mit einer besonders starken Empfindlichkeit gegenüber längeren Einwirkungen der verschiedensten Ionen (vgl. auch 1. Teil). Über die absolute Höhe der plasmatischen NaCl- (bzw. $CaCl_2$-) Resistenz der Gewebe lassen sich bei den vorliegenden Untersuchungen allerdings nur dann Aussagen treffen, wenn die Grundlösung (0,0 mol. NaCl bzw. $CaCl_2$) keine Schädigungen hervorrief. Dieser unvermeidliche methodische Nachteil mußte in Kauf genommen werden.

In Abb. 15B sind alle Einzelergebnisse, die an einjährigen Lonicera-Probezweigstücken ermittelt wurden, in Form von S ä u l e n d i a g r a m m e n dargestellt. Jedes Säulendiagramm enthält die Resultate einer Versuchsserie. Die ein-

zelnen "Säulen" sind nach dem zeitlichen Abstand der Untersuchungstermine auf der Abszisse angeordnet. Aus der Säulendicke in einer bestimmten Höhe über der Abszisse, die einer bestimmten NaCl-Konzentration (Ordinatenmaßstab) entspricht, läßt sich die für diese Konzentration ermittelte Bewertungsstufe des Überlebens entnehmen.

Es fällt auf, daß die Dicke der Säulen nur zu wenigen Untersuchungsterminen entsprechend der Steigerung der Salzkonzentration bis zu der Höhe von 1,5 mol. NaCl von unten nach oben regelmäßig abnimmt, d.h. die Schädigungen der Teilstücke von der niedrigen zur höheren NaCl-Konzentration hin zunehmen. Dagegen wird in dieser Darstellung besonders deutlich, daß Zweigteile, die einer höheren Salzkonzentration ausgesetzt waren, sehr oft weniger geschädigt wurden als solche, die in einer tieferen Konzentration gelegen hatten. Dieses trifft vornehmlich für das zweite Drittel des gesamten Konzentrationsbereiches, für die 0,75 mol. und 1,0 mol. NaCl-Lösungen, zu. In ihnen erlitten die Probeteilstücke häufig - hauptsächlich während des Frühjahrs und des Herbstes 1965 - weit geringere Schädigungen als in den 0,5 mol. und 0,25 mol. NaCl-Lösungen.

Als Beispiel dafür, wie sich die Schädigungen der Zweigstücke einer Versuchsserie im Laufe der 7-tägigen Versuchsdauer zu derartigen Endergebnissen entwickeln, wurden zu verschiedenen Zeitpunkten innerhalb der 7 Tage die Schädigungsgrade an Teilstücken eines über 1 m langen letztjährigen Jungtriebs von dem Lonicera-Versuchsbusch im Forstbotanischen Garten ermittelt. Tab. 13 gibt die Ergebnisse hiervon wieder. Die über den Versuchszeitpunkten angeordneten Zahlen entsprechen (wie oben, S. 44) den Bewertungsstufen des Überlebens der Zweigstücke aus 8 verschieden konzentrierten NaCl-Lösungen. Aus dieser Tabelle ist ersichtlich, daß das Absterben der Probeteilstücke im niedrigen NaCl-Konzentrationsbereich ziemlich plötzlich einsetzte. Innerhalb von 24 Stunden erfolgte an Teilstücken, die in der 0,25 mol. NaCl-Lösung lagen, ein Wandel im Lebenszustand von "ungeschädigt" zu "totalgeschädigt". Nach dreitägiger Behandlungsdauer brach die Widerstandskraft der Achsengewebe gegen die Einwirkung dieser Salzlösung völlig zusammen. Dagegen vermochten die Teilstücke einen gleichlangen Aufenthalt in den Lösungen der beiden nächst höheren NaCl-Konzentrationen fast ohne Schaden zu überleben. Schon gegen Ende des 2. Versuchstages ließ sich andeutungsweise erkennen, daß die Teilstücke in der 0,75 mol. NaCl-Lösung gegenüber denen in den schwächer konzentrierten NaCl-Lösungen vergleichsweise weniger geschädigt wurden. Diese Tatsache wurde im weiteren Verlauf des Versuches immer deutlicher.

2,0 mol. NaCl-Lsg.	8	5	5	2	0	0	0	0
1,5	8	5	5	3	0	0	0	0
1,25	8	5	5	4	1	0	0	0
1,0	8	6	5	5	5	2	0	0
0,75	8	8	8	8	7	4	4	4
0,5	8	8	8	7	6	2	0	0
0,25	8	8	8	8	0	0	0	0
0,0	8	8	8	8	8	8	8	8
(12.1.65)	1	2	3	4	5	6	7 Tage	

Tab. 13 Plasmatische Resistenz der Achsengewebe einjähriger Zweigabschnitte von Lonicera xylosteum (Forstbotanischer Garten) gegenüber verschieden langer Einwirkung abgestuft konzentrierter NaCl-Lösungen.
(Bewertungsstufen 0 bis 8: vgl. S. 44)

b) Vergleich der verschiedenen Arten miteinander

Um den Jahresgang der Resistenz in übersichtlicher Form zusammenzufassen und von Art zu Art leichter vergleichen zu können, wurden in Abb. 15C sowie in Abb. 16a und 16b für die verschiedenen Versuchsexemplare aufgrund der Einzelergebnisse die Konzentrationsbereiche dargestellt, innerhalb derer sich die Bewertungsstufen 8-4 (ungeschädigt - teilgeschädigt) und die Bewertungsstufen 3-1 bzw. 0 (totalgeschädigt) ergeben hatten. Hierzu war zuweilen eine Interpolation zwischen zwei Werten notwendig.

Die Kurvenbilder der Abb. 16a sind aus den Ergebnissen der NaCl-Einwirkungen auf die Achsengewebe einjähriger Zweigabschnitte entstanden. Sie zeigen deutlich, daß sich bei allen untersuchten Arten unabhängig davon, an welchen Standorten sie gewachsen waren, die plasmatische Salzresistenz im Laufe

Abb. 16a+b

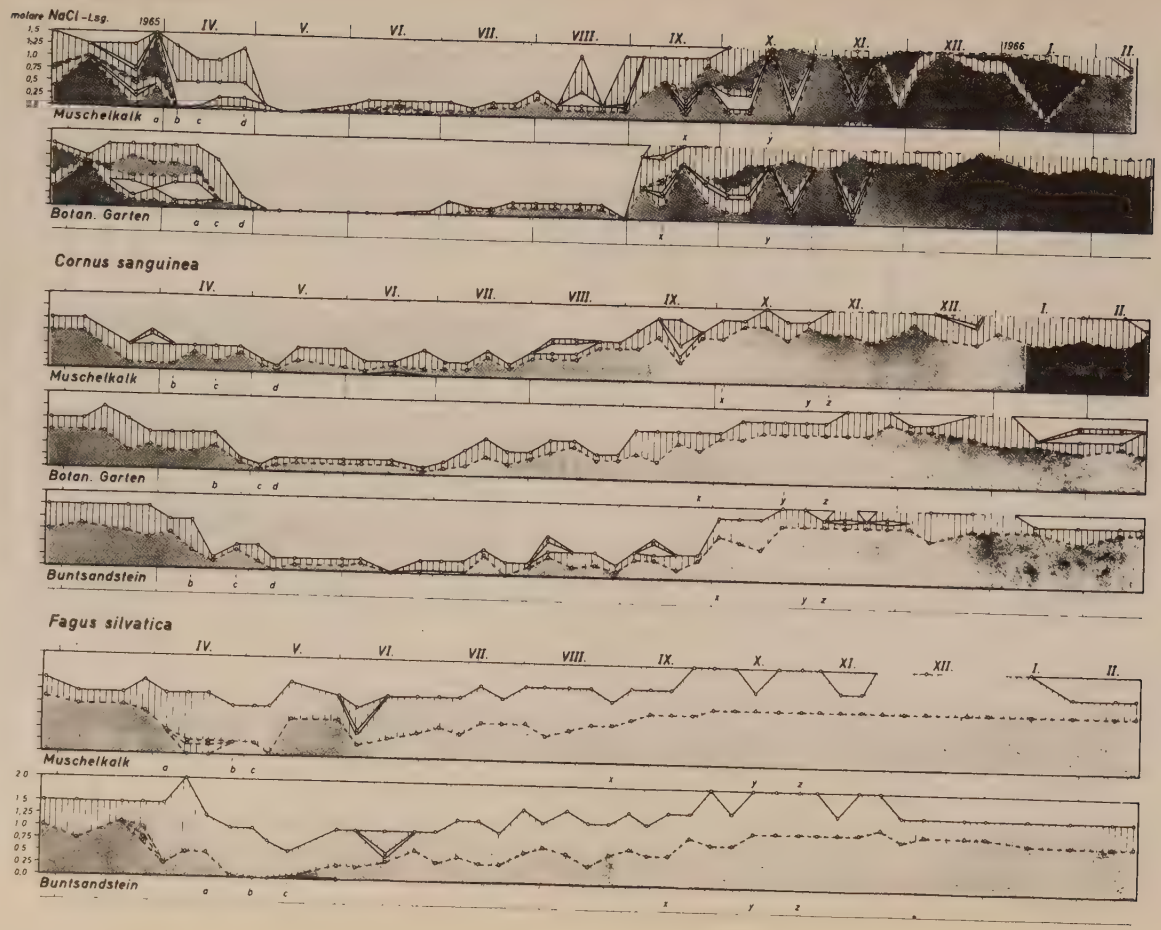
Darstellung drei verschiedener Bewertungsstufenbereiche wie in Abb. 15C, aus denen jeweils

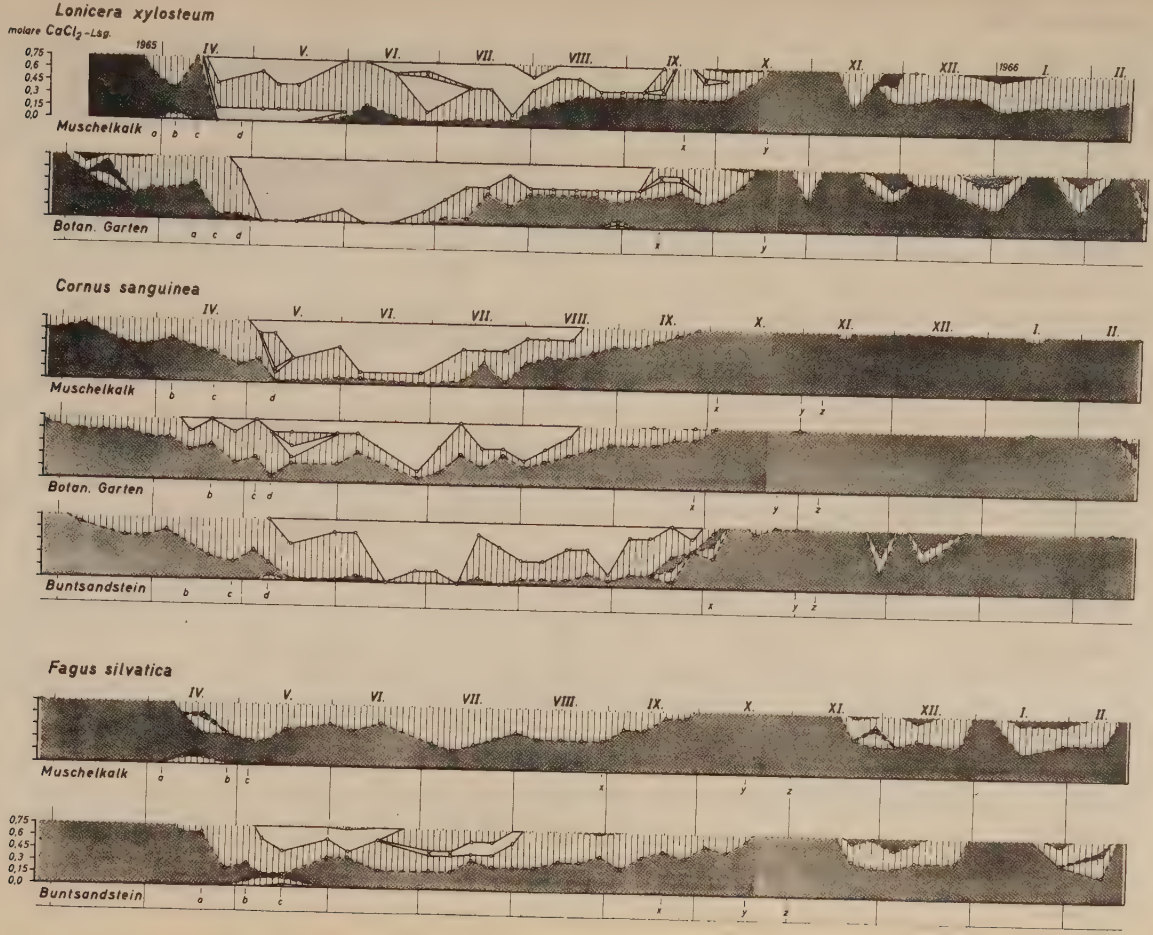
a) der Jahresgang der plasmatischen N a C l - Resistenz
b) " " C a C l_2- Resistenz

der einjährigen Achsengewebe einer Art von einem im Text näher beschriebenen Standort ersichtlich ist.

Phänologische Beobachtungen:

Lonicera xylosteum	a	:treibende Knospen (Knospenspitzen:grün)
	b	:beginnende Blattentfaltung
	c	:Blattentfaltung
	d	:Blätter + Jungtriebe
	x	:beginnende Blattverfärbung
	y	:Blattfall
Cornus sanguinea	b	:beginnende Blattentfaltung
	c	:Blattentfaltung
	d	:Jungtriebe Ø 2 cm lang
	x	:beginnende Blattverfärbung
	y	:Blattfall
	z	:fast kahl
Fagus silvatica	a	:dicke, schwellende Knospen
	b	:aufbrechende Knospen
	c	:Blattentfaltung
	x	:beginnende Blattverfärbung
	y	:Gelbfärbung, Blattfall
	z	:kahl


Lonicera xylosteum
molare NaCl-Lsg.
1965
IV.
V.
VI.
VII.
VIII.
IX.
X.
XI.
XII.
1966
I.
II.
1,5
1,25
1,0
0,75
0,5
0,25
0,0
Muschelkalk
a b c d
Botan. Garten
a c d
x
y
Cornus sanguinea
Muschelkalk
b c d
Botan. Garten
b c d
Buntsandstein
b c d
Fagus silvatica
Muschelkalk
a b c
Buntsandstein
a b c
2,0
1,5
1,25
1,0
0,75
0,5
0,25
0,0


Lonicera xylosteum
molare $CaCl_2$-Lsg.
1965
1966
IV.
V.
VI.
VII.
VIII.
IX.
X.
XI.
XII.
I.
II.
0,75
0,6
0,45
0,3
0,15
0,0
Muschelkalk
Botan. Garten
Cornus sanguinea
Muschelkalk
Botan. Garten
Buntsandstein
Fagus silvatica
Muschelkalk
Buntsandstein

eines Jahres stark änderte. In grundsätzlicher Übereinstimmung folgt einer Phase geringer NaCl-Resistenz während des Sommerhalbjahres stets eine Phase hoher Resistenz während des Winterhalbjahres. Aus den Kurvenverläufen läßt sich jedoch entnehmen, daß sich die plasmatische Salzresistenz in den einjährigen Achsengeweben der einzelnen, unter weitgehend gleichen Standortsbedingungen aufgewachsenen Arten im Jahresablauf unterschiedlich stark änderte. Die Stärke der plasmatischen Widerstandskraft gegen die NaCl-Einwirkungen war sowohl während der winterlichen Ruheperiode, als auch während der sommerlichen Produktionsperiode im einzelnen von Art zu Art verschieden.

Bei L o n i c e r a x y l o s t e u m tritt innerhalb der drei untersuchten Arten der stärkste und ausgeprägteste Unterschied zwischen der Sommer-und Winterphase der Resistenz auf. Diese Art besitzt eine hohe Widerstandsfähigkeit während des Winters und eine sehr niedrige während des Sommers. Ihre Achsengewebe zeichnen sich dadurch aus, daß sie gegen die Einwirkungen hoher NaCl-Konzentrationen häufig (hauptsächlich während des Herbstes und des Frühjahres) resistenter sind als gegen niedrigere Konzentrationen.
Bei F a g u s s i l v a t i c a sind die Jahresschwankungen in der Resistenz am geringsten. Im Sommer besitzt diese Art in ihren Achsengeweben eine höhere plasmatische NaCl-Resistenz als Lonicera xylosteum und auch Cornus sanguinea. Im Winter ist die Resistenz ihrer Zweigteile nur etwa so hoch wie die von Cornus sanguinea und erheblich niedriger als bei Lonicera xylosteum.
C o r n u s s a n g u i n e a nimmt eine Mittelstellung ein und weist im Gegensatz zu den beiden anderen Arten weder in der Sommerzeit noch im Winter eine vergleichsweise hohe plasmatische NaCl-Resistenz auf.

Im ganzen gesehen sind die Unterschiede im Verhalten gegenüber den NaCl-Einwirkungen von Art zu Art größer als zwischen den Exemplaren einer Art von verschiedenen Standorten. Die Jahresgänge der plasmatischen NaCl-Resistenz weisen damit auf artspezifisches Verhalten hin.

c) Verhalten einzelner Exemplare gleicher Art von den verschiedenen Standorten

Aus den Angaben der phänologischen Beobachtungen in Abb. 16a ist ersichtlich, daß die jahreszeitliche Entwicklung bei den einzelnen Versuchsexemplaren innerhalb des Untersuchungsjahres an den einzelnen Standorten etwas voneinander abwich. Daß die Resistenz stark vom Entwicklungsverlauf abhängt, wurde bereits erwähnt. Die feinen Resistenzunterschiede, die sich zu be-

stimmten Zeitpunkten in den Kurven der verschiedenen Exemplare einer Art erkennen lassen, beruhen wahrscheinlich hierauf. Von solchen Abweichungen abgesehen, lassen sich auch bei Betrachtung des Gesamtverlaufs der Kurven von Exemplar zu Exemplar Resistenzunterschiede erkennen.

Die Achsengewebe des L o n i c e r a -Busches vom Muschelkalk wiesen eine im ganzen gesehen höhere Resistenz als die des Busches im Forstbotanischen Garten auf. Das ist besonders gut an den Kurvenabschnitten von Anfang Mai bis Ende Juni zu erkennen, zeigt sich aber auch deutlich während des Herbstes und des Winters. Sehr auffallend ist für den Lonicera-Busch vom Muschelkalk auch eine größere Häufigkeit und z.T. stärkere Ausprägung von Zonen, in denen höhere Salzkonzentrationen unschädlicher waren als nächst tiefere.
Auch für F a g u s s i l v a t i c a läßt sich aus den Kurvenbildern ein geringer Resistenzunterschied zwischen den beiden Versuchsexemplaren von verschiedenen Standorten entnehmen. Bezogen auf den Jahresverlauf der Resistenz vermochten die Achsengewebe der auf Muschelkalk gewachsenen Buche die schädigenden Einflüsse der Salzbehandlungen ebenfalls etwas besser zu überleben als die Gewebe der vom Buntsandsteingebiet stammenden Probezweigstücke.
Die drei Kurvenbilder von C o r n u s s a n g u i n e a für jeweils einen anderen Standort lassen keine eindeutigen Differenzen erkennen. Die Achsengewebe des Exemplars vom Buntsandstein wiesen zwar während der Zeit von Ende Oktober bis zum Austrieb im April von allen die höchste Resistenz auf, während der dazwischenliegenden Monate waren die Zweigstücke dieses Busches aber von allen am empfindlichsten. Die Resistenzunterschiede zwischen den Versuchsbüschen von den verschiedenen Standorten waren jedoch niemals sehr groß.

Aus diesen Resistenzunterschieden läßt sich nicht auf eine für alle Arten zutreffende Abhängigkeit der plasmatischen NaCl-Resistenz von der Mineralstoffzusammensetzung des Bodens schließen. Zwar scheint bei der Heckenkirsche und der Buche das Heranwachsen auf Muschelkalk, das einen höheren Ca^{++}-Gehalt in den Geweben bedingt (ILJIN 1933), mit einer erhöhten plasmatischen NaCl-Resistenz verbunden zu sein. Beim Hartriegel vom Muschelkalk ist dies jedoch nicht festzustellen. Es bleibt die Frage offen, in welchem Maße bei den verschiedenen Exemplaren einer Art die durch Standortseigenschaften bedingten Unterschiede in der Salzresistenz durch Individualunterschiede überlagert wurden.

d) Resistenz der Achsengewebe verschieden alter Zweigteile

In Abb. 17 soll an einem Beispiel gezeigt werden, wie sich die Achsengewebe verschieden alter Zweigteile während eines Jahres gegenüber den Salzeinwirkungen im Gewebetest verhalten, inwieweit sie sich in ihrer plasmatischen Salzresistenz voneinander unterscheiden. Die Einzelergebnisse der zu 45 verschiedenen Untersuchungsterminen innerhalb eines Jahres durchgeführten NaCl-Versuchsserien mit diesjährigen, einjährigen und zwei- bis mehrjährigen Probezweigstücken der Buche vom Muschelkalk wurden in Abb. 17 in Form von Säulendiagrammen dargestellt (vgl. S. 52). Der besseren Vergleichbarkeit wegen wurden die Bewertungsstufenbereiche 8-4 (ungeschädigt - teilgeschädigt) durch eine gestrichelte Linie von den Bewertungsstufenbereichen 3-1 getrennt, die ihrerseits durch eine ausgezogene Linie von dem Auftreten der Bewertungsstufe 0 (totalgeschädigt) abgesetzt wurden. Kam es innerhalb einer Versuchsserie vor, daß eine schwächere NaCl-Konzentration mehr schädigte als eine stärker konzentrierte, so wurde der Säulenbereich durch waagerechte Schraffur hervorgehoben.

Vergleicht man die drei Altersklassen miteinander, so stellt man fest, daß die Kurvenverläufe einander sehr ähnlich sind. Selbst wenn man die Dicke der einzelnen Säulen als Maß für die Resistenz mit in Betracht zieht, lassen sich bei den verschiedenen Altersklassen des Versuchsmaterials keine grundlegenden Abweichungen in ihrer Fähigkeit, die Salzbehandlungen zu überleben, feststellen. Geringe Unterschiede treten jedoch nicht selten auf, so auch besonders deutlich in der Zeit von Ende April bis Anfang Juni, wo mit zunehmendem Alter der Probezweigstücke die Kurven höher verlaufen, d.h. die älteren Zweigabschnitte resistenter gegenüber den Salzeinwirkungen waren als die jüngeren. Während des Winters häuften sich die Fälle, bei denen die jüngsten Zweigstücke in den stärksten NaCl-Lösungen mehr geschädigt wurden als die ältesten Teilstücke. Bei den einjährigen, besonders aber bei den diesjährigen Teilstücken kam es häufiger als bei den zwei- und mehrjährigen Zweigstücken vor, daß sie durch die Einwirkung schwächerer Salzlösungen stärker geschädigt wurden als durch höher konzentrierte. Das Auftreten dieser Absterbeerscheinungen läßt eine gewisse Gesetz-

Abb. 17

Zusammenfassende Darstellung der Einzelergebnisse, die im Laufe eines Jahres nach unterschiedlich starken NaCl-Einwirkungen an Teilstücken verschieden alter Zweigabschnitte der Buche vom Muschelkalk ermittelt wurden und aus denen der Jahresverlauf der plasmatischen NaCl-Resistenz einer jeweiligen Altersstufe hervorgeht. (Darstellungsweise: vgl. Text).

a.T. = "zwei- bis mehrjährige" Zweigstücke
m.T. = "einjährige" "
j.T. = "diesjährige" "

Fagus silvatica : *Muschelkalk*

mäßigkeit erkennen. Sie setzte immer zu bestimmten, für alle Altersklassen gleichen Zeitpunkten ein, und manchmal wiederholte sie sich dann zu den darauffolgenden Untersuchungsterminen von Altersklasse zu Altersklasse verschieden oft.

Abschließend kann also gesagt werden, daß die verschieden alten Zweigabschnitte zwar graduelle, aber keine prinzipiellen Unterschiede im Jahreslauf ihrer plasmatischen Salzresistenz erkennen ließen. Die älteren Zweigstücke waren im allgemeinen resitenter als die jüngeren. Dies galt für alle untersuchten Arten und sowohl hinsichtlich der plasmatischen NaCl- als auch der plasmatischen $CaCl_2$-Resistenz.

2. Plasmatische C a C l $_2$ - Resistenz im Vergleich zur plasmatischen NaCl-Resistenz

Im 1. Teil der Arbeit konnten bei bestimmten Arten z.T. auffallende Unterschiede zwischen der winterlichen NaCl- und $CaCl_2$-Resistenz ihrer Zweige festgestellt werden. Bei Lonicera xylosteum war die Resistenz gegenüber äußeren NaCl- und $CaCl_2$-Einwirkungen gleich stark, die Cornus sanguinea-Zweige besaßen eine etwas höhere $CaCl_2$-Resistenz und bei Fagus silvatica waren die Zweige gegenüber den $CaCl_2$-Einwirkungen deutlich resistenter als gegenüber den NaCl-Einwirkungen. Welche Bedeutung die plasmatische Resistenz für das Auftreten dieser Befunde zukommt, sollte im Gewebetest ermittelt werden. Nicht nur während der winterlichen Ruheperiode, sondern während eines ganzen Jahres wurde neben dem Verlauf der plasmatischen NaCl-Resistenz auch der Jahresgang der plasmatischen $CaCl_2$-Resistenz an verschieden altem Zweigmaterial dieser Arten verfolgt, um einen Vergleich anstellen zu können.

Entsprechend der Abb. 16a ermöglicht die Abb. 16b einen Überblick über die Ergebnisse, die aus den $CaCl_2$-Behandlungen einjähriger Zweigteile hervorgingen. Vergleicht man beide Darstellungen miteinander, so lassen sich aus den Kurvenverläufen folgende G e m e i n s a m k e i t e n ablesen:

a) Während des Winterhalbjahres wiesen die Achsengewebe der Probezweigstücke aller untersuchten Bäume und Sträucher nicht nur eine höhere plasmatische Resistenz gegenüber den schädigenden Einwirkungen der NaCl-Lösungen, sondern auch eine höhere plasmatische $CaCl_2$-Resistenz auf als während des Sommerhalb-

jahres. Bei allen Exemplaren kam es vor, daß die Probestücke die Einwirkungen höherer Salzkonzentrationen besser ertrugen als die nächst tieferen. Diese Fähigkeit trat zwar von Exemplar zu Exemplar in unterschiedlicher Häufigkeit, Konzentrationsstärke und Ausprägung auf, zeigte sich jedoch sowohl nach NaCl- als auch nach $CaCl_2$-Behandlungen.

b) Die einzelnen Arten von ein und demselben Standort wiesen im Jahresverlauf der plasmatischen $CaCl_2$-Resistenz ebenso wie im Jahresverlauf der plasmatischen NaCl-Resistenz ihrer Achsengewebe charakteristische Besonderheiten auf.

Die Jahresschwankungen in der plasmatischen Resistenz gegenüber den NaCl- und $CaCl_2$-Einwirkungen waren in den Achsengeweben von Fagus silvatica im ganzen gesehen geringer als bei Lonicera xylosteum und Cornus sanguinea. Fagus silvatica besaß während des Sommerhalbjahres im Vergleich zu den beiden anderen Arten sowohl die höchste NaCl- als auch die höchste $CaCl_2$-Resistenz. Die Zweigstücke von Lonicera xylosteum waren in besonderem Maße dazu fähig, die Einwirkungen stärkerer Chloridlösungen (NaCl- und $CaCl_2$-Lsg.) besser zu überleben als nächst schwächere Konzentrationen.

c) Wie bei den Jahresverläufen der plasmatischen NaCl-Resistenz so sind auch bei denen der $CaCl_2$-Resistenz von Exemplar zu Exemplar Unterschiede festzustellen, die wahrscheinlich auf unterschiedliche Standortseigenschaften zurückgehen. Derartige Unterschiede waren jedoch geringer als die von Art zu Art.

Die Achsengewebe des Lonicera- und Fagus-Exemplars, die auf Muschelkalk wuchsen, waren im ganzen gesehen resistenter gegen NaCl- und auch $CaCl_2$-Einwirkungen als die Gewebe der Exemplare von den anderen Standorten.

Neben diesen Gemeinsamkeiten lassen sich aus den Kurvenbildern der Abb. 16a und 16b auch U n t e r s c h i e d e zwischen den Jahresgängen der plasmatischen NaCl- und $CaCl_2$-Resistenz entnehmen, die für die Arten an den Straßen sicherlich von ökologischer Bedeutung sein können.

Vergleicht man innerhalb der isotonischen Konzentrationsbereiche beider Salze die Kurvenverläufe der Fagus-Exemplare, so fällt auf, daß die plasmatische $CaCl_2$-Resistenz der Achsengewebe dieser Art meist höher als die NaCl-Resistenz war. Am hervorstechendsten ist jedoch die Erscheinung, daß während des Winters die $CaCl_2$-Lösungen im Gegensatz zu den NaCl-Lösungen nicht mit steigender Konzentration in zunehmendem Maße schädigten. Die mittleren $CaCl_2$-Konzentrationen verursachten häufig wesentlich stärkere Schädigungen als die hohen

Konzentrationen. Während des Winters war demnach die Widerstandskraft des Plasmas gegenüber der höchsten $CaCl_2$-Konzentration stärker als gegenüber der isotonischen NaCl-Konzentration. Auch die starken äußeren $CaCl_2$-Einwirkungen auf die Buchen-Probezweige im Forstbotanischen Garten waren längst nicht so schädlich wie entsprechende NaCl-Einwirkungen (vgl. 1. Teil Tab. 1, S. 14). Es besteht also eine deutliche Parallelität zwischen diesen Ergebnissen des Gewebetestes und denen der Behandlungen im Forstbotanischen Garten. Ähnliche Entsprechungen waren bei den Untersuchungsergebnissen von Lonicera xylosteum zu finden. Lonicera xylosteum, in deren Resistenzverlauf es innerhalb eines Jahres häufig auftrat, daß ihre Achsengewebe gegenüber den Einwirkungen höherer Konzentrationen von NaCl- und von $CaCl_2$-Lösungen wesentlich resistenter waren als gegenüber niedrigeren, zeigte auch nach Benetzung der äußeren Sproßteile im Forstbotanischen Garten eine relativ hohe Resistenz gegenüber starken NaCl- und $CaCl_2$-Einwirkungen. Offenbar ist die Fähigkeit der Achsengewebe bestimmter Holzgewächse, plötzlich einsetzende Einwirkungen starker Chloridlösungen besser zu überleben als schwächere, auch für die Resistenz am Standort von großer Bedeutung. So zählte nach SAUER (1961) z.B. Lonicera xylosteum auch nach den Chlordigeinwirkungen an den Bundesautobahnen zu der Gruppe der wenig empfindlichen Holzgewächse. - Die Kurvenbilder für Cornus sanguinea lassen erkennen, daß die Achsengewebe dieser Art im allgemeinen gegenüber den $CaCl_2$-Einwirkungen resistenter waren als gegenüber den NaCl-Einwirkungen, besonders aber während der winterlichen Ruheperiode. Die Behandlungen im Forstbotanischen Garten ergaben ähnliche Empfindlichkeitsunterschiede.

Es zeigten sich also in allen Fällen gute Übereinstimmungen zwischen den Ergebnissen der Salzbehandlungen im Forstbotanischen Garten und den Resultaten des Gewebetestes. Daraus läßt sich entnehmen, daß die Resistenz gegenüber den äußeren Chlorideinwirkungen bei den Zweigen dieser Arten letztlich von der Stärke der plasmatischen Widerstandskraft ihrer Gewebe abhing.

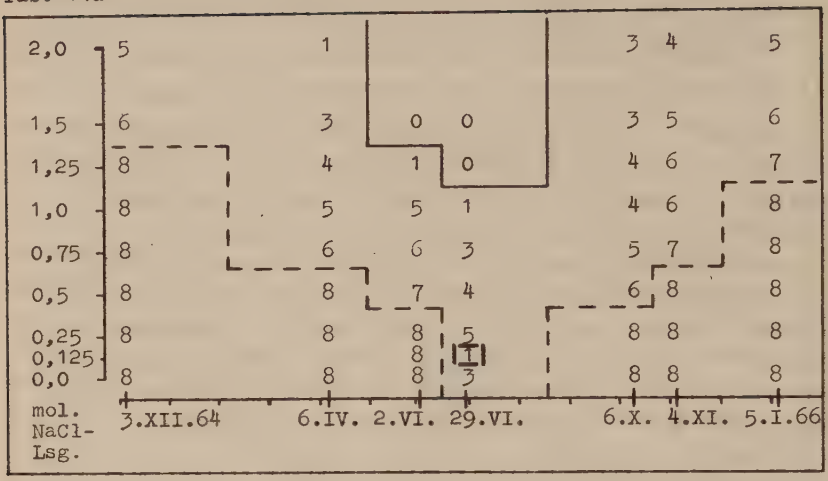
C. Plasmatische Resistenz der Achsengewebe eines halophytischen Holzgewächses gegenüber Chlorideinwirkungen im Vergleich zu der Resistenz glykophytischer Arten

1. Untersuchungen an einem glykischen Standort

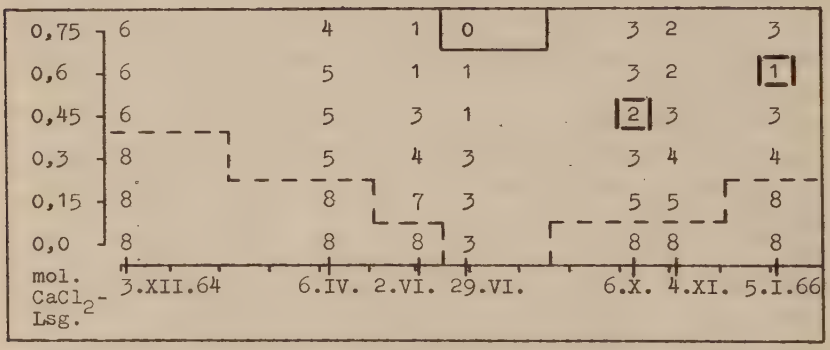
Aus Tab. 12 ging bereits hervor, daß die Achsengewebe sommergrüner halophytischer Holzgewächse selbst am glykischen Standort im Forstbotanischen Garten in Hannoversch Münden während der winterlichen Ruheperiode die Salzeinwirkungen im Gewebetest viel besser zu überleben vermochten als entsprechendes Zweigmaterial von glykophytischen Bäumen und Sträuchern. Es erhob sich die Frage, ob die Achsengewebe sommergrüner Halophyten das ganze Jahr über eine gleichmäßig hohe Resistenz gegen Salzeinwirkungen besitzen oder inwieweit sich dieses Verhalten auch bei halophytischen Holzgewächsen im jahreszeitlichen Entwicklungsverlauf ändert.

Zur Klärung dieser Frage wurde ein auf chloridfreiem Boden im Forstbotanischen Garten wachsendes Exemplar von Tamarix tetrandra als Versuchspflanze ausgewählt und von ihm für stichprobenartige Untersuchungen in der Zeit vom 3. XII. 64 - 5. I. 66 Probezweige entnommen. An Teilstücken dieser Zweige erfolgten in verschiedenen Entwicklungsstadien Resistenzuntersuchungen. Die Ergebnisse der Behandlungen einjähriger Zweigstücke mit abgestuft konzentrierten NaCl-Lösungen sowie mit dazu isotonischen $CaCl_2$-Lösungen sind in Tab. 14a und Tab. 14b aufgeführt. Aus den Zahlenreihen beider Tabellen wird deutlich, daß sich im Laufe des Untersuchungsjahres auch in den Tamarix-Zweigen die Widerstandskraft der Achsengewebe gegen die Einwirkungen der Chloridlösungen stark änderte. Vom Winter bis zum Austrieb im Frühsommer nahm sie ab. Nachdem die Jungtriebe bereits einige Zentimeter lang geworden waren, hatten die einjährigen - wie auch die älteren - Zweigstücke ein so empfindliches Stadium erreicht, daß sie nicht einmal mehr die 7-tägige Einwirkung der Shiveschen Dreisalzlösung ganz ohne Schädigungen überstanden. Während des Herbstes stieg die Fähigkeit der Teilstücke, die Salzbehandlungen zu überleben, allmählich wieder an und erreichte im Winter ihren Höhepunkt. Die plasmatische Salzresistenz dieses halophytischen Holzgewächses nahm also innerhalb eines Jahres einen ähnlichen Verlauf wie bei den Glykophyten.

Tab. 14a



Tab. 14b



Tab. 14a und 14b Plasmatische Resistenz der Achsengewebe einjähriger Zweigteile von Tamarix tetrandra (Forstbotanischer Garten) gegenüber a) abgestuft konzentrierten NaCl-Lsg. b) " " $CaCl_2$-" zu verschiedenen Zeitpunkten innerhalb eines Jahres (Darstellungsweise vgl. S. 45).

(Beginn des Austriebs: Ende Mai 1965)
(2.VI.65 : Jungtriebe ca. 1 cm lang)

Vergleicht man die Ergebnisse der NaCl-Versuchsserien (Tab. 14a) mit denen der $CaCl_2$-Serien (Tab. 14b), so läßt sich feststellen, daß die Zweigstücke durch die $CaCl_2$-Behandlungen im allgemeinen stärker geschädigt wurden als durch die ent-

sprechenden NaCl-Behandlungen. Wie bei den Versuchsreihen mit Zweigteilen glykophytischer Holzgewächse, so kam es auch hier vor, daß die Gewebe durch schwächer konzentrierte Salzlösungen größere Schädigungen erlitten als durch stärkere Konzentrationen. Zu dem Zeitpunkt, da die Teilstücke die Einwirkungen der Shiveschen Dreisalzlösung nicht mehr ungeschädigt ertrugen, trat dieses im unteren Konzentrationsbereich der NaCl-Lösungen in besonders deutlichem Maße auf. Bei den Versuchsserien mit $CaCl_2$-Lösungen zeigte sich dieses Verhalten erst in späteren Entwicklungsstadien, in höheren Konzentrationsbereichen und in schwächerer Ausprägung als bei den Versuchsserien mit NaCl.

2. Untersuchungen an einem h a l i s c h e n Standort

Zur Zeit des Austriebs waren die Zweigteile der Tamariske, die an einem glykischen Standort (im Forstbotanischen Garten) wuchs, so empfindlich, daß sie im Gewebetest bereits durch schwache Salzkonzentrationen stark geschädigt wurden. Da die Tamarisken am natürlichen, halischen Standort ständig NaCl-Einwirkungen ausgesetzt sind und diese zuweilen sehr stark sein können, war zunächst anzunehmen, daß die Achsengewebe solcher Exemplare keine derartig salzempfindliche Entwicklungsphase aufweisen wie am glykischen Standort. Die schon im 1. Teil (S. 26) beschriebenen Schädigungen an Zweigen von Tamarisken am Mittelmeerstrand waren ebenso unerwartet wie die Ergebnisse der Untersuchung der plasmatischen Resistenz an Zweigmaterial dieser Büsche während des Austriebs im Frühjahr.

Im März 1966 wurde an der spanischen Mittelmeerküste (Strand von La Escala/Costa Brava) ein etwa 4 m hoher Tamarix-Baum mit ca. 30 cm Stammdurchmesser als Versuchsexemplar ausgewählt, der bei ruhiger See nur 5 m vom Meer entfernt stand. Die Behandlung der Probezweige dieses Baumes erfolgte ähnlich wie auf Seite 48 beschrieben. Die an Teilstücken einjähriger Zweigabschnitte ermittelten Versuchsergebnisse sind in Tab.15a und Tab. 15b zusammengestellt (Darstellungsweise vgl. S. 45).

Tab. 15a

mol. NaCl-Lsg.	18.III.66	28.III.	4.IV.	11.IV.
2,0	0	0	0	0
1,5	1	0	1	0
1,25	4	1	[0]	0
1,0	5	2	3	0
0,75	5	[0]	4	2
0,5	6	[0]	5	6
0,25	8	4	6	6
0,0	8	3	4	6

Tab. 15b

mol. $CaCl_2$-Lsg.	18.III.66	28.III.	4.IV.	11.IV.
0,75	1	2	1	1
0,6	2	2	3	1
0,45	2	4	4	3
0,3	3	5	4	5
0,15	5	5	4	6
0,0	8	3	4	6

Tab. 15a und 15b Plasmatische Resistenz der Achsengewebe einjähriger Zweigteile von Tamarix gallica (Strand von La Escala, Costa Brava/Spanien) gegenüber a) abgestuft konzentrierten NaCl-Lösungen
b) abgestuft konzentrierten $CaCl_2$-Lösungen
zu verschiedenen Zeitpunkten während des Frühjahrsaustriebs.

(18.III.1966: Jungtriebe ca. 4 cm lang)

Die erste NaCl- und $CaCl_2$-Versuchsserie (vom 18.III.66), die zum Zeitpunkt ausgeführt wurden, an dem die Jungtriebe erst im Durchschnitt 4 cm lang waren, entsprechen hinsichtlich

ihres Entwicklungszustandes und der Widerstandsfähigkeit ihrer Gewebe ungefähr den Versuchsserien mit Tamarix aus dem Forstbotanischen Garten vom 2.VI.65. Die plasmatische NaCl-Resistenz der Achsengewebe war bereits verhältnismäßig gering. Wie aus den Versuchen mit Zweigmaterial aus dem Forstbotanischen Garten so ließ sich auch aus diesen Ergebnissen entnehmen, daß die Achsengewebe der Tamarisken gegenüber $CaCl_2$-Einwirkungen eine geringere plasmatische Resistenz besitzen als gegenüber NaCl. In den späteren Versuchsserien waren - wie bei den Probeteilstücken des Versuches vom 29.VI.65 - auch an den Zweigstücken des Versuchsbaumes in La Escala nach Einwirkung der Shiveschen Lösung Schädigungen aufgetreten, die z.T. größer waren als die an den Teilstücken aus den schwächsten Chloridlösungen. Gleichzeitig hiermit erschienen an den Zweigteilen in den mittleren und höheren Konzentrationsbereichen der NaCl-Versuchsserien vom 28.III. und 4.IV.66 geringere Schädigungen als an denen in den Lösungen der nächst tieferen Konzentrationen. Bei den $CaCl_2$-Serien waren zur selben Zeit jedoch keine solche Schädigungszonen festzustellen.

Als Beispiel dafür, wie sich verschieden alte Zweigabschnitte von Tamarix-Probezweigen gegenüber den Salzeinwirkungen im Gewebetest verhalten, wurden die an "diesjährigen" (Jungtriebe mit Blättern), einjährigen und zweijährigen Zweigstükken des Versuchsbaumes von La Escala ermittelten Ergebnisse in Abb. 18a-c in Form von Säulendiagrammen dargestellt (vgl. S. 52).

Aus diesen Abbildungen wird deutlich, daß sich - wie bei den glykophytischen Holzgewächsen - die verschieden alten Zweigteile hinsichtlich ihrer plasmatischen Salzresistenz nur graduell unterschieden. Sie stieg mit zunehmendem Alter der Zweigstücke. Es fällt auf, daß zum ersten Untersuchungstermin, dem 18.III.66, alle verschieden alten Zweigteile die Salzbehandlung noch verhältnismäßig gut überlebten. 10 Tage später angesetzte Versuchsserien zeigten eine für alle drei Altersstufen gleichermaßen deutliche Resistenzabnahme der Achsengewebe gegen die Einwirkungen der Salzlösungen. Diese hervortretende Veränderung im Resistenzverhalten der Zweigstücke ist zwar bei den einzelnen Altersklassen unterschiedlich ausgeprägt, dauert jedoch bei allen während der

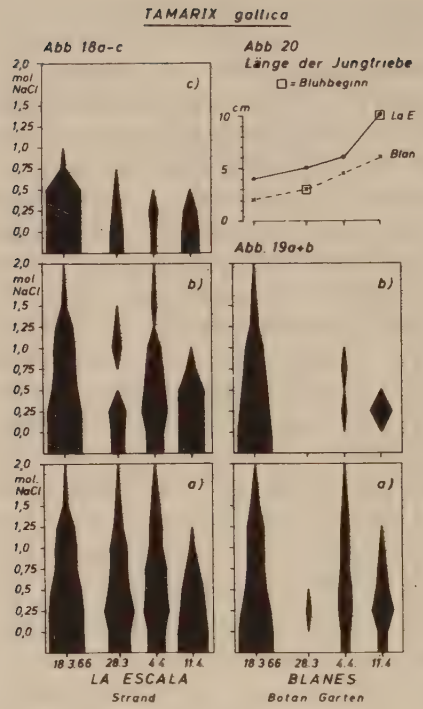


Abb. 18a-c

Zusammenfassende Darstellung der Einzelergebnisse (wie in Abb. 15B), die nach unterschiedlich starken NaCl-Einwirkungen an Teilstücken verschieden alter Zweigteile der Tamariske am Strand von La Escala/Costa Brava ermittelt wurden.

a : "zweijährige" Zweigstücke (nach Entfernung der Jgtrbe.)
b : "einjährige" " " " " ")
c : "diesjährige" " : Jungtriebe + Blätter

Abb. 19a und b

Darstellung der Einzelergebnisse, die parallel zu den Versuchen mit dem Zweigmaterial des Tamarix-Exemplares von La Escala an entsprechenden Zweigteilen der Tamariske aus dem Botanischen Garten "Marimurtra" in Blanes/Costa Brava ermittelt wurden.

Abb. 20

Phänologische Beobachtungen an der Tamariske vom Strand in La Escala und an dem Versuchsexemplar im Botanischen Garten "Marimurtra" in Blanes.

beiden darauffolgenden Untersuchungen an und zeichnet sich durch weitgehendes Absterben aller Proben auch bei den geringsten verwendeten Salzkonzentrationen aus. In der Tatsache, daß die Zweigstücke während des Austreibens im Frühjahr durch die Einwirkungen sehr schwacher Salzkonzentrationen z.T. stärker geschädigt wurden als durch die konzentrierterer Salzlösungen, stimmten die Halophyten (Tamarix gallica und T. tetrandra, vgl. S. 62) mit den untersuchten Glykophyten überein. Die Behandlungsergebnisse der letzten Versuchsserie lassen erkennen, daß diese Phase des Resistenzverlaufes zu dem Zeitpunkt, als die Jungtriebe eine durchschnittliche Länge von 10 cm besaßen (vgl. Abb. 20), bereits beendet war. Die Salzresistenz der verschieden alten Achsengewebe und der Blätter an den Jungtrieben war zu diesem Zeitpunkt zwar geringer als am 18.III.66, als die Jungtriebe erst durchschnittlich 4 cm lang waren, schien jedoch gegenüber der Resistenz während der vorangegangenen 2-3 Wochen (Ende März bis Anfang April) wieder zugenommen zu haben. Hierfür sprechen zumindest die Versuchsergebnisse, die an den jüngeren Zweigteilen ermittelt wurden. Auch die Ergebnisse der Salzbehandlungen am Standort (Tab. 9a, S.27) weisen darauf hin.

Parallel zu diesen Versuchsserien durchgeführte Zusatzversuche, in denen entsprechende Tamarix-Zweigstücke den Einwirkungen von Meerwasser ausgesetzt wurden, ergaben, daß das Meerwasser die gleichen Schädigungen hervorrief wie eine ungefähr isotonische 0,5 molare NaCl-Lösung, die aus Shivescher Dreisalzlösung und kristallinem Natriumchlorid hergestellt worden war. Diese Tatsache gestattet es, aus den Ergebnissen des Gewebetestes Rückschlüsse auf das Verhalten der Pflanzenteile gegenüber den natürlichen Salzeinwirkungen am Standort zu ziehen. So läßt sich sagen, daß selbst der an halischem Standort aufgewachsene sommergrüne Halophyt, Tamarix, in seinem jahreszeitlichen Entwicklungsverlauf eine Phase verhältnismäßig geringer plasmatischer Salzresistenz in seinen oberirdischen Sproßteilen aufweist. Ungewöhnliche Salzeinwirkungen, wie z.B. die im 1. Teil (S. 26) beschriebene Meerwasserüberflutung, müssen also auch bei diesen halophytischen Pflanzen zu Schädigungen führen, wenn sie zu dieser besonders empfindlichen Entwicklungsphase erfolgen. Wie aus den Salzbehandlungen

am Standort und auch aus den Gewebetestversuchen hervorzugehen scheint, ist diese Empfindlichkeit jedoch nur auf eine kurze Zeitspanne beschränkt und erstreckt sich vornehmlich auf die jüngeren Sproßteile. In einem späteren Entwicklungszustand sind dann die oberirdischen Sprosse dieser Pflanzen offensichtlich wieder wesentlich resistenter gegen plötzliche Salzeinwirkungen.

Wie groß die Unterschiede in der plasmatischen Salzresistenz der verschiedenen Teile ein und derselben Pflanze zur gleichen Zeit sein können, zeigen Versuche mit Sproß- und Wurzelteilen, die von dem Tamarix-Busch stammten, an denen auch die oben (S. 27) beschriebenen Behandlungen durchgeführt wurden. Der Versuchsbusch stand so dicht am Strand, daß seine Wurzeln z.T. vom Meerwasser freigespült worden waren. Bis zu 10 m lange Teile seines Wurzelsystems lagen in einer flachen Strandmulde bloß, die zeitweise vom Meerwasser überflutet wurde. Bei allmählicher Austrocknung dieser Meerwasserlache waren die freiliegenden Wurzelteile den Einwirkungen sehr starker Salzkonzentrationen ausgesetzt. Sie ertrugen diese Standortsbedingungen ohne Schaden. Von verschieden alten Abschnitten dieser Wurzeln wurden 1,5 cm lange Teilstücke im Gewebetest auf ihre plasmatische Salzresistenz hin geprüft. Parallel dazu erfolgten Untersuchungen an 1,5 cm langen Zweigstücken. Alle Wurzelstücke überlebten die 7-tägige Einwirkung von 1,0 molarer NaCl-Lösung (etwa doppelte Meerwasserkonzentration) ohne erhebliche Schäden. Die älteren (zwei- bis mehrjährigen) Teilstücke wurden selbst durch die Behandlung mit 2,0 molarer NaCl-Lösung (etwa vierfache Meerwasserkonzentration) nur teilweise geschädigt. Demgegenüber erlitten zur gleichen Zeit (4.IV.66) die Achsengewebe der Zweige schon in den niedrigsten Salzkonzentrationen sehr starke Schädigungen. In der 0,5 molaren NaCl-Lösung (etwa Meerwasserkonzentration) waren sie fast total abgestorben. Zu dem Untersuchungszeitpunkt bestand also hinsichtlich der plasmatischen Salzresistenz ein sehr deutlicher Unterschied zwischen den Geweben der Wurzel und den Achsengeweben des Sprosses ein und desselben Tamarix-Busches.

3. Vergleichende Untersuchungen
an einem halischen und einem glykischen Standort
der Costa Brava (spanische Mittelmeerküste)

Die Abb. 18a und 18b sind der Abb. 19a und 19b gegenübergestellt worden, um das Resistenzverhalten von Zweigteilen zweier Tamarix-Exemplare leicht miteinander vergleichen zu können, die an verschiedenartigen Standorten innerhalb der Küstenzone des Mittelmeers im Bereich der Costa Brava wuchsen.

Im Gegensatz zu dem schon oben beschriebenen Versuchsbaum am Strand von La Escala wurzelte ein im Botanischen Garten "Marimurtra" (Blanes/Costa Brava) ausgewählter Tamarix-Busch von ungefähr 3 m Höhe in weitgehend NaCl-freiem Boden.Da der Standort dieses Busches ca. 100 m vom Meer entfernt war und etwa 45 m über dem Meeresspiegel lag, war die Versalzung des Bodens und der oberirdischen Sproßteile durch den äolischen Salztransport vom Meer gering. Die verschiedenen Standortsverhältnisse hatten dazu geführt, daß der Entwicklungsverlauf der beiden Tamarisken - wie aus den in Abb. 20 zusammengestellten phänologischen Beobachtungen ersehen werden kann - während des Untersuchungszeitraumes nicht ganz übereinstimmte und daß an den Zweigen der Tamariske in La Escala wesentlich stärkere und dichter verzweigte Jungtriebe ausgebildet wurden als an denen des Exemplars im Botanischen Garten "Marimurtra". Aus den Versuchsergebnissen in den Abbildungen wird deutlich, daß trotz dieser Unterschiede die Probezweige beider Exemplare in ihren Achsengeweben einen im Prinzip entsprechenden Verlauf der plasmatischen Salzresistenz aufwiesen. Wie bei den Zweigstücken vom Tamarix-Baum in La Escala so trat auch in den Achsengeweben der Zweige aus dem Botanischen Garten "Marimurtra" nach dem 18.III.66 eine sehr starke Resistenzabnahme ein. In den darauffolgenden Versuchen zeigten die Zweige des Exemplars vom stark chloridhaltigen Standort eine noch höhere plasmatische Resistenz gegenüber Salzeinwirkungen als die Zweigstücke vom chloridarmen Standort. Durch welche Faktoren diese Unterschiede in der Resistenzhöhe der Plasmen im einzelnen bedingt sind, blieb zwar ebenso ungeklärt wie die Gründe für die übereinstimmenden jahreszeitlichen Resistenzänderungen. Wichtig war jedoch zunächst, ein derartiges Verhalten der Gewebe im Experiment angezeigt zu finden, um einen Einblick

in ihre Salzempfindlichkeit am Standort zu bekommen. Aufgrund der Ergebnisse dieser Versuche ist es wahrscheinlich, daß Tamarix-Exemplare an glykischen Standorten während bestimmter Entwicklungsphasen im Frühjahr durch plötzliche NaCl-Einwirkungen auf ihre Achsengewebe stärker geschädigt werden können als entsprechende Gewebe von Exemplaren, die an halischen Standorten wachsen. Vermutlich ist die Phase besonders starker Salzempfindlichkeit bei diesen Pflanzen kürzer als bei jenen. Bei den Behandlungen der Tamarix-Zweige am natürlichen Standort (1. Teil, Kap. A 4, S. 28) fiel auf, daß die Jungtriebe durch die Salzeinwirkungen leicht geschädigt wurden, solange sie im ganzen (zum ersten Untersuchungstermin) oder nur noch in ihren Spitzenteilen (zum 2. Untersuchungstermin) ein verstärktes Streckungswachstum zeigten. Die Zellen, deren Cl^--Gehalt durch das Streckungswachstum vielleicht für gewisse Zeit "verdünnt" worden war, erwiesen sich demnach als besonders empfindlich gegenüber plötzlichen starken Salzeinwirkungen. Nur die Jungtriebteile, deren Zellen sich anscheinend im Laufe ihrer Entwicklung bereits an einen allmählich angestiegenen Chloridgehalt angepaßt hatten, blieben ungeschädigt. Der Resistenzverlauf in den sich entwickelnden Jungtrieben entspräche somit dem, wie er von Halophyten-Keimlingen beschrieben wurde. Die Samen einjähriger Halophyten, wie z.B. Salicornia, keimen im Frühjahr, wenn durch die winterlichen Niederschläge ein großer Teil des Salzes aus den oberen Schichten des Bodens ausgewaschen ist. Erst durch allmähliche Anpassung im Laufe ihrer weiteren Entwicklung vermögen diese Pflanzen starke Salzeinwirkungen zu ertragen (vgl. MONTFORT und BRANDRUP 1927, ADRIANI 1958, HENCKEL 1963).

Gegen die Annahme, daß sich die Zellen der Jungtriebe erst allmählich an einen gewissen Cl^--Gehalt anpassen müssen, bevor sie gegen ungewöhnlich starke Chlorideinwirkungen resistent sind, sprechen die in diesem Kapitel beschriebenen Befunde. Wie aus Abb. 18a ersichtlich ist, zeigten Tamarix-Jungtriebe zunächst eine verhältnismäßig hohe plasmatische Resistenz gegenüber NaCl-Einwirkungen, bevor sie ein Entwicklungsstadium durchliefen, in dem ihre Resistenz sehr gering war. Auch die Tatsache, daß zur gleichen Zeit selbst in den Achsengeweben

älterer Zweigabschnitte (Abb. 18a, 18b und Abb. 19a, 19b) eine Resistenzabnahme auftrat, obwohl ihre Zellen bereits weitgehend ausdifferenziert und an einen hohen Cl^--Gehalt gewöhnt waren, steht im Widerspruch zu der genannten Hypothese. Außerdem enthielten die Gewebe der Tamariske im Forstbotanischen Garten von Hannoversch Münden wie auch die der untersuchten glykophytischen Arten keine mit Thalliumsulfat nachweisbaren Cl^--Ionen, waren also nicht an die Wirkungen dieser Ionen angepaßt, wiesen jedoch im entsprechenden Entwicklungsstadium eine gleichermaßen verringerte Resistenz gegenüber Chlorideinwirkungen auf. Dies alles macht deutlich, daß die Phase besonders starker Salzempfindlichkeit durch schädigende Wirkungen der Cl^--Ionen auf bestimmte physiologische Vorgänge zurückzuführen ist, die zur Zeit des Austriebs sowohl in den Sprossen von glykophytischen als auch in denen von halophytischen Holzgewächsen stattfinden.

IV. D I S K U S S I O N

Einwirkungen von Chloriden auf oberirdische Pflanzenteile sind für die Vegetation weiter Landstriche von großer ökologischer Bedeutung. Insbesondere für langlebige Pflanzen, wie z.B. die Holzgewächse, sind Salzbesprühungen in Küstenzonen ein selektionierender Standortsfaktor. Das Vorkommen und die Verbreitung bestimmter Arten in küstennahen Waldgesellschaften sind häufig nur bei einer außerordentlichen Widerstandsfähigkeit gegen derartige Salzeinwirkungen möglich. In Küstennähe gepflanzte Gehölze (Windschutzgehölze, Forsten, Obstplantagen etc.) erleiden durch die Benetzungen mit den bei Naturkatastrophen landeinwärts getragenen Meerwasserteilchen je nach Art der betroffenen Pflanzen und von Mal zu Mal sehr verschieden starke Schädigungen. Auch die Bäume und Sträucher, die an den mit Chloriden bestreuten Straßen wachsen, sind zeitweilig einem für sie ungewöhnlichen Umweltseinfluß ausgesetzt und werden durch die Salzeinwirkungen auf ihre Sproßoberflächen sehr unterschiedlich stark geschädigt. Dieser Umweltseinfluß wurde in der vorliegenden Arbeit im Hinblick auf seine ökologische Bedeutung für Holzgewächse analysiert. Aus den Versuchsergebnissen ließen sich einige Faktoren ersehen, die für das Auftreten von Unterschieden im Schädigungsausmaß bei äußeren Chlorideinwirkungen am Standort eine wichtige Rolle spielen.

Es ließ sich im Gewebetest und in Freilandversuchen nachweisen, daß zwischen den verschiedenen Holzgewächsen artspezifische Unterschiede in der plasmatischen Salzresistenz bestehen. Untersuchungen an Exemplaren halophytischer Arten, die an glykischen Standorten aufgewachsen waren (Halimodendron halodendron, Tamarix gallica), zeigten, daß die Fähigkeit ihrer Gewebe, starke Salzeinwirkungen zu ertragen, nicht während der Ontogenese dieser Pflanzen verloren gegangen war, sondern entsprechend der genetisch bedingten Reaktionsnorm des Plasmas bei den Versuchen in Erscheinung trat.

Die Zugehörigkeit der Pflanzen zu einer der beiden ökologischen Gruppen, zu den Halophyten oder Glykophyten, besagt zwar, daß diese Pflanzen meist auch resistent bzw. empfindlich sind gegenüber Chlorideinwirkungen auf die Oberflächen ihrer Sproßorgane, doch trifft dies nicht allgemein zu. Es ließen sich glykophytische Holzgewächse finden, die sich als sehr resistent gegenüber derartigen Salzeinwirkungen erwiesen. Umgekehrt konnte festgestellt werden, daß selbst halophytische Holzgewächse am natürlichen Standort nicht völlig resistent gegenüber äußeren Chlorideinwirkungen sind. Dies wurde aus den beschriebenen Schädigungen an Tamarisken deutlich, die dicht am Strand des Mittelmeeres wuchsen. MONTFORT (1926) machte entsprechende Beobachtungen. Er fand, daß Statice Limonium (Limonium vulgare), ein Halophyt vom Absalztypus, nach längerer Benetzung mit Meerwasser geschädigt wurde. STEINER (1935) beobachtete auch an Pflanzen meso-halischer Standorte (z.B. an Prunus maritima) starke Schädigungen durch Seewasserbenetzungen. Aus den Ergebnissen der Benetzungsversuche im 1. Teil der Arbeit geht hervor, daß nicht nur zwischen halophytischen und glykophytischen Holzgewächsen, sondern auch unter den glykophytischen Arten Unterschiede in der Salzempfindlichkeit gegenüber den äußeren Einwirkungen chloridhaltiger Lösungen bestehen.

Wie stark ein Baum oder Strauch geschädigt wird, hängt sehr davon ab, in welchem Entwicklungsstadium sich die oberirdischen Sproßteile zur Zeit der Salzeinwirkungen befinden. Im belaubten Zustand werden - zahlreichen Standortsbeobachtungen nach - zuerst die Assimilationsorgane vom Salz geschädigt, während die meist durch starke Abschlußgewebe besser geschützten Achsengewebe und ruhenden Knospen zunächst noch am Leben bleiben. Im unbelaubten Zustand, während der Winterruhe, sind es die Knospen, die das Salz am leichtesten in die lebenden Gewebe eindringen lassen und am ehesten geschädigt werden. Der Grund für unterschiedlich starke Schädigungen zu den verschiedenen Jahreszeiten liegt aber nicht nur darin, daß sich mit der Entwicklung im Laufe des Jahres auch die konstitutionelle Salzresistenz ändert, als vielmehr in der im Gewebetest ermittelten jahreszeitlichen Änderung der plasmatischen Salzresistenz der

Achsengewebe, die sowohl bei Glykophyten als auch bei Halophyten auftritt. Die Versuchsergebnisse im 2. Teil der Arbeit zeigen, daß die plasmatische Salzresistenz während der winterlichen Ruheperiode wesentlich höher ist als während der sommerlichen Produktionsperiode. Zur Zeit der Belaubung vermag das Salz also nicht nur besonders leicht durch die Abschlußgewebe der jungen Sproßteile einzudringen, sondern auch infolge der erhöhten Stoffwechselaktivität in den langlebigen Teilen der sommergrünen Pflanzen stärkere Schädigungen hervorzurufen als im Winter. Am empfindlichsten sind die Pflanzen während des Austriebs im Frühjahr. Auch halophytische Bäume und Sträucher werden in dieser Entwicklungsphase durch Salzeinwirkungen auf ihre Sproßoberflächen am natürlichen Standort geschädigt. Wie schon auf Seite 69 dargelegt wurde, ist es bisher unbekannt, wodurch die außerordentlich starke Salzempfindlichkeit während des Austriebs bedingt ist.

Unterschiede im Schädigungsausmaß können sich auch durch verschieden lange Einwirkungszeiten des Salzes ergeben. Holzgewächse, deren oberirdische Sproßteile eine sehr hohe konstitutionelle Salzresistenz besitzen und durch kurzzeitige Benetzungen mit starken Chloridlösungen völlig ungeschädigt bleiben, werden nach längerer Einwirkungsdauer auf ihre gut geschützten Sproßoberflächen dadurch geschädigt, daß das Salz die Abschlußgewebe korrodiert und daraufhin in so starkem Maße in die lebenden Gewebe eindringt, daß die Grenze der plasmatischen Resistenz überschritten wird. Eine lange andauernde Benetzung führt deshalb meist zu viel umfangreicheren Schädigungen als mehrere kurzzeitige. So treten z.B. an den Holzgewächsen entlang den Bundesautobahnen außergewöhnlich starke Schädigungen auf, wenn nach starkem Schneefall und anschließender Frostperiode das auf die Zweige der Straßenbäume und -sträucher gesprühte Streusalz lange Zeit nicht durch Niederschläge abgespült wird.

Es scheint zunächst selbstverständlich zu sein, daß die Einwirkungen verschieden stark konzentrierter Chloridlösungen an den Zweigen eines Holzgewächses auch unterschiedlich starke Schädigungen hervorrufen, daß mit steigender Salzkonzentration auch das Schädigungsausmaß zunimmt. Die auf Seite 21/22 beschriebenen Benetzungsversuche zeigten jedoch, daß dieses nicht immer

der Fall ist. Kurz vor dem Austrieb behandelte Zweige verschiedener Arten wurden durch die Einwirkungen verhältnismäßig schwacher Salzkonzentrationen wesentlich stärker geschädigt als durch die höher konzentrierten Salzlösungen. In den Jahresgängen der plasmatischen Salzresistenz traten bei allen untersuchten Arten, glykophytischen wie halophytischen, entsprechende Befunde auf. Zu bestimmten Entwicklungsstadien erlitten gleichaltrige Zweigstücke einer Versuchsserie auch hier in schwächeren Chloridlösungen stärkere Schädigungen als in konzentrierteren Lösungen. Bedenkt man, daß sich an einem Zweigstück, welches z.B. in eine hypertonische Salzlösung gelegt wird, von den Enden her in den Geweben bzw. in dem Kapillarsystem der Zellwände und Interzellularen dem Diffusionsgefälle entsprechend zur Zweigstückmitte hin anfangs Zonen unterschiedlicher Salzkonzentrationen bilden, so wird es unter Berücksichtigung derartiger Fähigkeiten des Plasmas erklärlich, daß auch in den verschiedenen Gewebebereichen eines Teilstückes die Schädigungen nicht immer von den Enden zur Mitte hin zunehmen. Es kam nicht selten vor, daß die Achsengewebe an den Zweigstückenden durch die Einwirkungen einer bestimmten Salzkonzentration weitgehend ungeschädigt blieben, während die Gewebe in der Zweigstückmitte völlig abgestorben waren. Solche Absterbeerscheinungen entsprechen den Zonenbildungen, die KAMIYA (1939) an Schnitten der Außenepidermis von Zwiebelschuppen (Allium cepa) beobachtete, die 1-3 Wochen in Wasser gelegen hatten. Schon HÖFLER (1934) waren bei Plasmolyse-Studien mit 0,6 mol. KCl an Zwiebelepidermisschnitten Zonenbildungen aufgefallen, aus denen er folgerte, daß sich benachbarte Zellen desselben Schnittes zonenweise hinsichtlich der Intrabilität und Permeabilität unterscheiden können. Wir fanden an den im Gewebetest mit Chloridlösungen durchtränkten Zweigstücken sehr häufig, daß in den Gewebebereichen, die sich nach TTC-Behandlung als lebend erwiesen hatten, keine Cl^{-}-Ionen nachweisbar waren, während in den angrenzenden abgestorbenen Zonen eine z.T. sehr starke TlCl-Fällung in den Zellen erfolgte. Auch in diesen Fällen hatten sich anscheinend Intrabilitätsunterschiede ausgewirkt. Es ist zu vermuten, daß sich in bestimmten jahreszeitlichen Entwicklungsstadien z.B. die Zellen an den Zweigstückenden, die beim Einlegen der Teilstücke sehr plötzlich den Einwirkungen

einer definierten Salzkonzentration ausgesetzt waren, durch Veränderungen am oder im Plasmalemma vor dem Eindringen der Cl^--Ionen zu schützen vermochten. In den weiter zur Zweigstückmitte hin gelegenen Gewebebereichen waren die Protoplasten entsprechend der Diffusionsgeschwindigkeit der Cl^--Lösung im "Freien Raum" ("apparent free space") einer erst allmählich auf die Konzentration der Außenlösung ansteigenden Cl^--Menge ausgesetzt, so daß sich an der Plasmaoberfläche keine Schutzschicht bilden konnte, die Cl^--Ionen ins Plasma eindrangen und nach Überschreiten einer gewissen Konzentrationshöhe schädigten. Derartige Intrabilitätsunterschiede traten bei bestimmten Versuchsserien von Konzentration zu Konzentration und von Teilstück zu Teilstück in unterschiedlicher Ausprägung auf.
Die Tatsache, daß niedrige Salzkonzentrationen pflanzliche Protoplasten stärker schädigen als höher konzentrierte Lösungen, wurde schon mehrfach festgestellt, so auch von ILJIN (1932) bei Versuchen mit NaCl- und KCl-Konzentrationsreihen. HÖFLER (1951) und URL (1960) fanden ähnliche Absterbeerscheinungen nach Na_2CO_3-Einwirkungen, BIEBL und ROSSI-PILLHOFER (1955) bei Resistenzuntersuchungen mit Mangansulfat, URL (1956) und REPP (1963) bei Bestimmungen der Kupferresistenz nach Einwirkungen von Kupfersulfatlösungen und GRIES (1966) bei Untersuchungen mit Zinksulfat. Die von den genannten Autoren beschriebenen Resistenzuntersuchungen beschränkten sich auf solche pflanzliche Zellen, an denen Plasmolyse-Studien vorgenommen werden konnten. In Anlehnung an die Auffassung von KAHO (1933) wird angenommen, daß bei Berührung mit bestimmten Salzkonzentrationen das Eiweiß der Plasmaoberfläche denaturiert und dadurch eine Schutzschicht entsteht, die das Eindringen des Salzes für einige Zeit verhindert. Erst nach längerer Salzeinwirkung wird die koagulierte Oberflächenschicht, die Plasmalemma-Barriere, undicht, so daß das Plasma durch die eindringenden Ionen möglicherweise geschädigt wird. Da die Bildung der Plasmalemma-Barriere nur an lebenden Zellen stattfinden kann und deshalb in Abhängigkeit von den plasmatischen Lebensvorgängen zu sehen ist, sind wir der Auffassung, daß derartige Abdichtungen Ausdruck der plasmatischen Salzresistenz sind. Die Ausbildung solcher Schutzschichten fand in den vorliegenden Untersuchungen in allen Konzentrationsbereichen, sowohl im hypertonischen als auch im hypotonischen, statt,

war also nicht unbedingt an plasmolytische Vorgänge gebunden (vgl. auch BIEBL und ROSSI-PILLHOFER 1955). Es kam hin und wieder vor, daß in einer Konzentrationsreihe zwei Bereiche auftraten, in denen die Gewebe stärker geschädigt wurden als in den nächst höheren Konzentrationen (vgl. URL 1960).

Wie bereits auf Seite 59 ausgeführt wurde, läßt sich die Fähigkeit der Achsengewebe einiger untersuchter Arten, in bestimmten Entwicklungsstadien die Einwirkungen hoher Chloridkonzentrationen besser zu ertragen als die nächst tieferer, mit einer relativ hohen Resistenz ihrer Zweige gegenüber starken Chlorideinwirkungen am Standort, im Forstbotanischen Garten oder an den Bundesautobahnen, parallelisieren. Daß solche Absterbeerscheinungen nicht nur an isolierten Gewebeteilen, sondern auch an unverletzten Zweigen, die nach der Salzbehandlung an den Pflanzen verblieben, auftraten (s. S. 21/22), zeigt sehr deutlich, welche ökologische Bedeutung diesem eingenartigen Resistenzverhalten zukommen kann. Pflanzen, deren Zellen sich sehr leicht und nachhaltig vor den schädigenden Salzeinwirkungen "abzukapseln" vermögen, sind für solche Standorte, wie z.B. an den Autobahnen oder in den Küstenzonen, wo sie nur zeitweilig starken äußeren Salzeinwirkungen ausgesetzt sind, besonders geeignet. Wie aus Abb. 17 hervorging, kam es mit zunehmendem Alter der Zweigstücke seltener vor, daß niedrigere Salzkonzentrationen stärker schädigten als höhere (vgl. S. 56). Daraus läßt sich entnehmen, daß die Zellen der Gewebe älterer Zweigabschnitte im allgemeinen stärkere Plasmalemma-Barrieren ausbilden konnten als die jüngerer Zweigteile. Dies stimmte sehr gut mit den Ergebnissen im 1. Teil der Arbeit überein, wonach sich die Knospen und die Achsengewebe der benetzten Probezweige mit zunehmender Entfernung von der Zweigspitze, d.h. mit zunehmendem Alter, gegenüber den Chlorideinwirkungen als widerstandsfähiger erwiesen (s. auch S. 37).

Das Ausmaß der Schädigungen an den Bäumen und Sträuchern ist nicht nur von den zuvor genannten Faktoren, wie z.B. von der Konzentration der einwirkenden Salze und von der Einwirkungsdauer, sondern auch vom Einwirkungsverlauf abhängig. Wie z.B. aus der Bildung von Schädigungszonen an den nach dem Gewebetest behandelten Zweigstücken hervorging (s. S. 73), war es für das Überleben der Gewebe von entscheidender Bedeutung, ob

eine bestimmte Salzkonzentration plötzlich auf die Zellen einwirkte oder ob die einwirkenden Salze erst nach und nach auf eine bestimmte Konzentrationshöhe anstiegen. Das Auftreten entsprechender Unterschiede läßt sich auch für das Resistenzverhalten der Pflanzen am Standort vermuten.

Das Ziel der Untersuchungen in dieser Arbeit war es, einen Einblick in die Zusammenhänge zwischen äußerlichen Chlorideinwirkungen und dem Schädigungsausmaß der betroffenen Sproßorgane zu bekommen. Die Verschiedenartigkeit der genannten Faktoren, die das Ausmaß der Salzschäden bedingen, macht deutlich, wie komplex die Voraussetzungen sind, die es den Pflanzen ermöglichen, gelegentliche Salzbesprühungen am Standort zu ertragen. Neben den Ergebnissen, die zur genaueren Beurteilung der ökologischen Bedeutung dieses Umwelteinflusses beitragen, sind durch die Untersuchungen eine Reihe physiologischer Probleme aufgedeckt worden, die noch zu klären sind. Stellt man die Ermittlung der kausalen Zusammenhänge zwischen Salzeinwirkungen und plasmatischer Resistenz in den Rahmen der allgemeinen Resistenzforschung, so ist zu erwarten, daß sich aus den Erkenntnissen auf diesem Gebiet wertvolle Hinweise auch auf das Resistenzverhalten der Pflanzen gegenüber anderen Umweltseinflüssen, wie z.B. Hitze, Kälte, Dürre etc., entnehmen lassen.

V. ZUSAMMENFASSUNG

In dieser Arbeit wurden unter ökologischen Gesichtspunkten an oberirdischen Sproßteilen verschiedenartiger glykophytischer und halophytischer Holzgewächse vergleichende Salzresistenzuntersuchungen ausgeführt. Die Versuchsergebnisse ermöglichen einen Einblick in die Zusammenhänge zwischen äußerlichen Chlorideinwirkungen und dem Schädigungsausmaß an Bäumen und Sträuchern, die in Küstennähe oder an Autobahnen gelegentlichen Salzeinwirkungen ausgesetzt sind.

Nach Behandlung 240 verschiedener Holzgewächse konnte festgestellt werden, daß sich bestimmte Arten sehr deutlich in ihrer konstitutionellen und plasmatischen Chloridresistenz - oder nur in einer von beiden - voneinander unterscheiden.

Aufgrund der Ergebnisse differenzierter Einwirkungsbedingungen läßt sich sagen, daß der konstitutionellen Chloridresistenz bei einigen Arten eine nicht geringe ökologische Bedeutung zukommt, daß aber die Stärke der plasmatischen Widerstandskraft gegenüber Chlorideinwirkungen im allgemeinen wichtiger und meist dafür entscheidend ist, ob bzw. in welchem Maße bestimmte Pflanzen oder Pflanzenteile durch äußere Einwirkungen von Chloriden absterben.

Es wurde nicht nur das endgültige Schädigungsausmaß definierter äußerer Chlorideinwirkungen ermittelt, sondern auch histochemisch untersucht, wo die Schädigungen infolge eindringender Chloridionen einsetzen und wie sie in den behandelten Sproßteilen fortschreiten. Nach dem herbstlichen Laubabwurf drangen die Chloridionen am leichtesten durch die Knospen in die inneren Gewebe der Sprosse.

Es konnte nachgewiesen werden, daß sich mit dem Entwicklungszustand auch die plasmatische Salzresistenz der Achsengewebe sommergrüner Holzgewächse im Laufe eines Jahres stark ändert. Während der winterlichen Ruheperiode ist sie höher als während der sommerlichen Produktionsperiode und am niedrigsten zur Zeit des Austriebs im Frühjahr.

Im Jahresverlauf der plasmatischen Chloridresistenz (NaCl- bzw. $CaCl_2$-Resistenz) treten deutlich artspezifische Unterschiede auf. Jedoch unterscheiden sich selbst halophytische Arten von glykophytischen nur graduell im Verhalten gegenüber Chlorideinwirkungen.

Zwischen der plasmatischen NaCl- und $CaCl_2$-Resistenz der Achsengewebe eines jeden Exemplares bestehen im einzelnen Unterschiede.

Obwohl sich die Jahresgänge der plasmatischen NaCl- bzw. $CaCl_2$-Resistenz verschiedener Exemplare einer Art untereinander mehr ähneln als die der Versuchsexemplare verschiedener Arten, sind auch zwischen denen der einzelnen, an unterschiedlichen Standorten aufgewachsenen Exemplare einer Art deutliche Unterschiede festzustellen.

Im allgemeinen sind jüngere Sproßteile weniger resistent gegenüber Chlorideinwirkungen als ältere.

Aufgrund der Versuchsergebnisse wurde die ökologische Bedeutung unterschiedlicher Voraussetzungen und Bedingungen von Chlorideinwirkungen am Standort diskutiert, wobei die Erscheinung, daß in bestimmten Entwicklungsstadien oberirdische Sproßorgane durch die Einwirkung stärkerer Salzkonzentrationen weniger geschädigt werden als durch schwächere, besonders hervorgehoben wurde.

L I T E R A T U R

ADRIANI, M. J., 1958. Halophyten. In: Handb. d. Pflanzenphysiol. IV, 709-736, Berlin-Göttingen-Heidelberg.

AMORY, C. Jr., 1956. Seaside plants defy the elements. Plant and Gdns. 12, 297-299.

ARNOLD, A., 1955. Die Bedeutung der Chlorionen für die Pflanze. Jena, 148 S.

BAUMEISTER, W., 1954. Mineralstoffe und Pflanzenwachstum. Stuttgart, 176 S.

BAUCH, J., 1964. Die axiale Durchlässigkeit von Kiefern-Splintholz für wäßrige Lösungen. II. Elektrolyte. Planta 61, 309-331.

BAYER, H. L., 1938. An account of the plant ecology of the coastbelt and midlands of Zululand. Natal Mus. Ann. 8, 371-454.

BECK, J. B., 1819. Observations on salt storms and the influence of salt and saline air upon animal and vegetable life. Amer. Jour. Sci. 1, 388-397.

BESTAGNO, G., 1959. Defogliazione dello Schinus molle L. da salsedine marina (Defoliation of Schinus molle L. by salt spray). Notiz. Malatt. Piante 49/50, 143-144.

BIEBL, R., 1950. Vergleichende chemische Resistenzstudien an pflanzlichen Plasmen. Über "ökologische" und "konstitutionelle" Resistenzen. Protoplasma 39, 1-13.

- 1962. Protoplasmatische Ökologie der Pflanzen. 1. Wasser und Temperatur. Protoplasmatologia XII, Wien, 344 S.

-, und ROSSI-PILLHOFER, W., 1955. Die Änderung der chemischen Resistenz pflanzlicher Plasmen mit dem Entwicklungszustand. Protoplasma 44, 113-135.

BLACKLEDGE, L. M., 1913. Variations in the sodium chloride content of non-halophytes. Ann. Bot. 27, 168-171.

BOYCE, St. G., 1954. The salt spray community. Ecol. Monogr.24, 29-67.

BRETT, I., 1954. Observations on the damage caused by sea water to plantations in Norfolk and Suffolk. Quart. Jour. For. 48, 217-218.

BUXTON, A., 1942. Norfolk sea floods. General effects of the February 1938 flood seen in 1942. Transactions of the Norfolk and Norwich Naturalist's Society, Norwich 15(4), 332-341.

CHAPMAN, V. J., 1954. The influence of salts upon the terrestrial halophytes. Proc. 8 Congr. Internat. Bot. Paris, sect. 7 u. 8, 194-200.

CLARK, H. L., und JUVE, R. L., 1962. Effects of saline water from Hurricane "Audrey" on soils. Agron. Jour. 54, 390-392.

EDLIN, H. L., 1943. A salt storm on the south coast. Quart. Jour. For. 37, 24-26.

- 1957. Saltburn following a summer gale in south-east England. Quart. Jour. For. 51, 46-50.

EGLER, F. E., 1947. Arid southeast Oahu vegetation, Hawaii. Ecol. Monogr. 17, 383-435.

FRÖDIN, J., 1912. Tvenne Vastskandinaviska klimafaktorer och deras vaxtgeografisha betydelse. Arkiv för Bot. 11, 1-74.

FOCKE, W. O., 1871. Untersuchungen über die Vegetation des nordwestdeutschen Tieflands. Naturwiss. Ver. zu Bremen, Abhandl. 2, 405-411.

GARBER, K., 1964. Über die Bedeutung der Salzaërosole in der Luft für die Pflanzen. Zentralblt. für biol. Aërosolforschung 12, 24-33.

GERHARD, H., 1963. Beobachtungen im atlantischen Klimakeil nach den Februarstürmen 1962. Forst- u. Holzwirt 18, 32-34.

GINZBERGER, A., 1925. Der Einfluß des Meerwassers auf die Gliederung der süddalmatinischen Küstenvegetation. Österr. bot. Z. 74, 1-14.

GREGORY, R. P. G., und BRADSHAW, A. D., 1965. Heavy metal tolerance in populations of Agrostis tenuis Sibth. and other grasses. New Phytol. 64, 131-143.

GRIES, B., 1966. Zellphysiologische Untersuchungen über die Zinkresistenz bei Galmeiökotypen und Normalformen von Silene cucubalus Wib. Flora 156, 271-290.

HAYREN, E., 1914. Über die Landvegetation und Flora der Meeresfelsen von Tvarminne. Soc. pro Fauna et Flora Fenn. Acta 39, 1-193.

HENCKEL (GENCKEL), P. A., 1963. On the ecology of mangrove vegetation. Mitt. florist.-soz. Arbeitsgem., N. F. 10, 201-206.

HENRICKS, S. B., 1964. Salt transport across cell membranes. Amer. Scientist 52, 306-333.

HÖFLER, K., 1934. Kappenplasmolyse und Salzpermeabilität. Z. f. wiss. Mikr. 51, 70

- 1940. Salzquellung des Protoplasmas und Ionenantagonismus. Ber. dtsch. bot. Ges. 58, 292-305.

- 1951. Plasmolyse mit Natriumkarbonat. Protoplasma 40,426-460.

HOLMES, F. W., 1961. Salt injury to trees. Phytopathology 51, 712-718.

- ,und BAKER, J. H., 1966. Salt injury to trees. II. Sodium and chloride in roadside sugar maples in Massachusetts. Phytopathology 56, 633-636.

IIZUKA, H., TAMATE, S., TAKAKUWA, T., und SATO, T., 1950. Experiments with model windbreaks (1st. report). Effect on salt-laden wind. Bull. For. Exp. Sta. Meguro, Tokyo No. 45, 1-15.

ILJIN, W. S., 1932. Anpassung der Halophyten an konzentrierte Salzlösungen. Planta 16, 352-366.

- 1933. Zusammensetzung der Salze in der Pflanze auf verschiedenen Standorten. Kalkpflanzen. Beih. bot. Zbl., 1. Abt. 50, 95-137.

- 1935. Das Absterben der Pflanzenzellen in reinen und balancierten Salzlösungen. Protoplasma 24, 409-430.

ITO, E., 1952. (A survey of the resistance to salt winds of Japanese Black and Red Pine (Pinus thunbergii and Pinus densiflora). An example from typhoon Dynah). Report of the Faculty of Agriculture, Shizuoka University, Iwata No. 2, 134-145.

JONES, B., 1948. Hurricane damage to Pine and scale insects. Jour. For. 46, 262

KAHO, H., 1933. Das Verhalten der Pflanzenzellen gegen Schwermetallsalze. Planta 18, 664-682.

KAMIYA, N., 1939. Zytomorphologische Plasmolysestudien an Allium-Epidermen. Protoplasma 32, 373-396.

KARSCHON, R., 1958. Leaf absorption of windborne salt and leaf scorch in Eucalyptus camaldulensis Dehn (E. rostrata). Ilanoth No. 4, 25-26.

- 1962. Der Seewind als Standortsfaktor. Schweiz. Z. Forstw. 113, 687-691.

- 1964. Chloride scorch due to wind-borne salt in Eucalyptus gomphocephala A. DC. La-Yaaran 14, 34-36, 42-45.

KASUYA, Y., und HASEGAWA, S., 1955. (The damage of plants due to saline winds of typhoon in the southern part of Boso Peninsula). Misc. Inform. Tokyo Univ. For. No. 10, 7-14.

KRÜSSMANN, G., 1960. Handbuch der Laubgehölze. Bd. I + II, Berlin.

- 1960. Die Nadelgehölze. Berlin.

LARCHER, W., und EGGARTER, H., 1960. Anwendung des Triphenyltetrazoliumchlorids zur Beurteilung von Frostschäden in verschiedenen Achsengeweben bei Pirus-Arten und Jahresgang der Resistenz. Protoplasma 51, 595-619.

LEVITT, J., 1956. The hardiness of plants. New York, 278 S.

- 1958. Frost, drought, and heat resistance. Protoplasmatologia VIII, Wien, 87 S.

LITTLE, S., MOHR, J. J., und SPICER, L. L., 1958. Salt-water storm damage to Loblolly Pine forests. Jour. For. 56, 27-28.

VAN DER LINDE, R. J., und VAN DER MEIDEN, H. A., 1954. Enkele voorlopige resultaten van een onderzoek naar de invloed van de inundatie 1953 op houtsorten. (Some preliminary results of an investigation on the effect of the 1953 floods on tree species). Repr. from: Tijdschrift der Nederlandsche Heidemaatschappij, Arnhem, 13 S.

MIWA, T., GOMI, K., und YAMAMOTO, S., 1957. Studies on the briny wind injury of fruit trees. I. Spray injury caused by sea water to Citrus leaves. Bull. Fac. Agric. Univ. Miyazaki 2, 96-105.

MOLISCH, H., 1913. Mikrochemie der Pflanze. Jena, 394 S.

MONK, R. W., und WIEBE, H. H., 1961. Salt tolerance and protoplasmatic salt hardiness of various woody and herbaceous ornamental plants. Plant Physiol. 36, 478-482.

MONTFORT, C., 1926. Physiologische und pflanzengeographische Seesalzwirkungen. Jb. wiss. Bot. 65, 502-548.

- 1927. Über Halobiose und ihre Abstufung. Flora 121, 433-501.

-, und BRANDRUP, W., 1927. Physiologische und pflanzengeographische Seesalzwirkungen. II. Ökologische Studien über Keimung und erste Entwicklung bei Halophyten. Jb. wiss. Bot.66, 902-946.

NAKANU, H., et al., 1962. (The actual state and effect of tidal-wave-control forests in Miyagi and Iwate Prefectures following The Tsunami (seismic tidal wave) of the Chilean earthquake and the desirable forest stand in future). Bull. For. Exp. Sta., Meguro, Tokyo No. 140, 1-88.

OCHSENIUS, S., 1893. Wirkungen der Stürme auf Pflanzen. Naturw. Ver. zu Bremen, Abhandl. 12, 434-436.

OGI, J., et al., 1961. (A survey of the effect of coastal forests for disaster control and the salty wind damage to forests at the typhoon "Isewan". Repr. from: Bull. For. Exp. Sta., Meguro, Tokyo No. 127, 1-60.

OKSBJERG, E., 1952. Saltnedslag, en klimatisk factor. (Salt deposition, a climatic factor). Dansk Skovforen. Tidsskr. 37, 375-389.

OOSTING, H. J., und BILLINGS, W. D., 1942. Factors effecting vegetational zonation on coastal dunes. Ecology 23, 131-142.

PRIOR, K. W., 1961. Shelterbelt mortality in South Canterbury Otago, and Southland. N. Z. Jour. For. 8, 498-507.

RICH, A. E., und LACASSE, N. L., 1963/64. Salt injury to roadside trees. Repr. from the Winter 1963/64 Issue of Forest Notes official publication of the Society for the Protection of New Hampshire Forests.

RICHARDSON, S. D., 1955. Effects of sea-water flooding on tree growth in the Netherlands. Quart. Jour. For. 49, 22-28.

REPP, G., 1958. Die Salztoleranz der Pflanzen. I. Salzhaushalt und Salzresistenz von Marschpflanzen der Nordseeküste Dänemarks in Beziehung zum Standort. Österr. bot. Z. 104, 454-490.

- 1963. Die Kupferresistenz des Protoplasmas höherer Pflanzen auf Kupferböden. Protoplasma 57, 643-659.

SALISBURY, R., 1805. An account of a storm of salt. Linn. Soc. London Trans. 8, 286-290.

SAUER, G., 1964. Winterschäden an den Pflanzungen der Bundesautobahnen. Zeitschrift "Straße und Autobahn"No. 2,39-45.

SCHWANITZ, F., und HAHN, H., 1954. Genetisch-entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Galmeipflanzen II. Z. Bot. 42, 459-471.

SHIVE, J. W., 1915. A three-salt nutrient solution for plants. Amer. Jour. Bot. 2, 157-160. Zitiert nach: BAUMEISTER 1954.

VAN STEVENINCK, R. F. M., 1965. The significance of calcium on the apparent permeability of cell membranes and the effects of substitution with other divalent ions. Physiol. Plantarum 18, 54-69.

STEINER, M., 1935. Beobachtungen über Schädigungen der Vegetationsorgane nordamerikanischer Strandpflanzen durch unmittelbare Salzwassereinwirkung.Biologia Generalis XI, 2. Hälfte, 284-303.

STOCKER, O., 1928. Das Halophytenproblem. Ergeb. Biol. 3, 265-353.

- 1956. Die Dürreresistenz. In: Handb. d. Pflanzenphysiol. III, 696-741, Berlin-Göttingen-Heidelberg.

STROGONOV, B. P., 1964. Physiological basis of salt tolerance of plants (as affected by various types of salinity). London, 279 S. Translated from Russian, Jerusalem 1964.

STRONG, F. C., 1941. Observations and recommendations for prevention and treatment of chemical injuries to ornamental plants. Proc. nat. Shade Tree Conf. 17, 74-89.

- 1944. A study of calcium chloride injury to roadside trees. Mich. Agr. Expt. Sta. Quart. Bull. 27, 209-224.

TAMATE, S., et al., 1957. (Experiment on model windbreak. (3rd. Report). Effect on salty wind). Bull. For. Exp. Sta. Meguro, Tokyo No. 100, 55-82.

TAMM, C. O., und TROEDSSON, T., 1955. An example of the amounts of plant nutrients supplied to the ground in road dust. Oikos 6, 61-70.

TRAAEN, A. E., 1950. Injury to Norway Spruce caused by calcium chloride used against dust on roads. Proc. 7th. int. bot. Congr., Stockholm 1950, 185-186.

- 1958. (Injury to Norway Spruce along the roadside by $CaCl_2$ (used to reduce road dust)). Medd. norske Skogforsøksv.15, No. 51, 333-374.

TSING, T., FANG, Y.-H., und WANG, W.-L., 1956. (Salt tolerance of some popular trees in North Kiangsu). Acta Botanica Sinica 5, 153-176.

URL, W., 1956. Über Schwermetall- zumal Kupferresistenz einiger Moose. Protoplasma 46. 768-793.

- 1960. Vergleichende Untersuchungen über die Resistenz pflanzlicher Plasmen gegen Natriumkarbonat. Protoplasma 51, 338-370.

VIRO, P. J., 1958. Kloridi-ionin myrkkyvaikutuksesta. (On the toxicity of the chloride ion). Commun.Inst. for. Fenn. 48, 1-16.

WALTER, H., 1931. Die Hydratur der Pflanze. Jena, 174 S.

WEISSENBORN, K., 1962. Ein wenig bekannter Folgeschaden der Februar-Stürme 1962. Mitt. Obstbauversuchsring d. Alten Land., Jork, 17, H. 6, 208-211.

WELLS, B. W., 1939. A new forest climax: the salt spray climax of Smith Island, N. C. Bull. Torrey bot. Cl. 66, 629-634.

WOODS, R. V., 1955. Salt deaths in Pinus radiata at Mount Crawford Forest Reserve, S. A. Austr. For. 19, 13-19.

WYSONG, N., 1952. Salting icy pavement may affect trees. Amer. Nurserym. 96, 30-31.

ZULAUF, R., 1966. Pflanzenschäden durch Streusalzverwendung im Winterdienst. Ztschr. "Straße und Verkehr" No. 10, 519-526.

Lebenslauf

Am 8.III.1939 wurde ich als Sohn des Hauptlehrers Ernst Buschbom und seiner Ehefrau Elfriede, geb. Schatte, in Einbeck geboren. Nach 4 Jahren Grundschule in Lauenberg, Kreis Einbeck, besuchte ich von 1950 bis 1959 das neu- und altsprachliche Gymnasium in Dassel, wo ich die Reifeprüfung ablegte.

Im Sommersemester 1959 begann ich mit dem Studium der Fächer Botanik, Zoologie, Chemie und Geographie an der Universität Göttingen. 1962/63 studierte ich 2 Semester an der Universität in Freiburg und kehrte anschließend nach Göttingen zurück. Nach dem Wintersemester 1963/64 begann ich im Institut für Forstbotanik und Forstgenetik in Hannoversch Münden unter Leitung von Herrn Professor Dr. O. L. Lange mit der Doktorarbeit. Meine akademischen Lehrer waren die Herren Professoren: Ax, Bartz, Birukow, Brockmann, Czajka, Firbas, Ganssen, Glemser, Hassenstein, Lange, Mohr, Mortensen, Piepho, Pirson, Trebst, Tüxen, Weischet und Frau Privatdozent Dr. O. Wilmanns.

Bamberger Fotodruck · Rudolf Rodenbusch